P. 3966

HALIOTIS

VOL. 18

1988

BIBLIOTHEQUE MUSEUM PARIS

issn 0397.765 x

SOCIETE FRANÇAISE DE MALACOLOGIE

SOCIÉTÉ FRANÇAISE DE MALACOLOGIE

(fondée en 1969)
Siège Social : 55, rue Buffon, 75005 PARIS - Tél. (1) 43.31.38.95.

COMPOSITION DU CONSEIL D'ADMINISTRATION POUR L'ANNEE 1987.

Président : J. DAGUZAN
Vice-Président : M. LE PENNEC
Secrétaire : A.M. REAL-TESTUD
Secrétaire Adjoint : G. RICHARD
Trésorier : B. METIVIER
Autres Membres du Conseil : P. ARNAUD, A. BODOY, Ph. BOUCHET, J.M. DEWARUMEZ, C. POIZAT, N. VICENTE.
Membres étrangers invités : E. BINDER (Suisse), J. KUIPER (Pays-Bas)

COMITE D'EDITION DU VIIè CONGRES DE RENNES :

J. DAGUZAN (Université de RENNES) ; J. DUPOUY (Université de PERPIGNAN) ; M. LAMOTTE (E.N.S. PARIS) ; J.C. PIHAN (Université de METZ) ; J. TARDY (I.U.T. LA ROCHELLE).

****

La Société Française de Malacologie a été fondée le 29 Janvier 1969. Elle a pour but d'encourager toute étude concernant les Mollusques actuels et fossiles, de faciliter les relations entre les malacologistes et de les documenter sur les recherches en cours dans les différents laboratoires de France ou d'autres pays. L'association est dirigée par un Conseil d'Administration de douze membres élus pour trois années par l'Assemblée Générale ordinaire.

Les demandes d'adhésion sont ratifiées par le Conseil d'Administration; aucune condition particulière n'est exigée pour être membre, personne physique ou personne morale. Le montant annuel de la cotisation est de 120 Frs pour les personnes physiques (non étudiants), 60 Frs pour les étudiants, 160 Frs pour les personnes morales (Laboratoire, Bibliothèque, Librairies, Sociétés...). Les demandes des anciens numéros d'HALIOTIS sont fixées à 100 Frs.

Chaque membre de la Société reçoit : 1°) la revue "HALIOTIS" (1 volume de 1 ou 2 numéros, séparés ou reliés, par an). 2°) des circulaires d'information. 3°) des circulaires bibliographiques (travaux malacologiques reçus au Siège Social de la SFM).

Toute demande d'adhésion ou de renseignements doit être adressée au Secrétariat de la Société.

Direction de la publication : J. DAGUZAN - Président de la S.F.M.
Gérants du volume : Claude POIZAT et Nardo VICENTE.

Imprimé à MARSEILLE - Faculté des Sciences
et Techniques St-Jérôme - 13013 MARSEILLE

Dépôt légal : 4ème trimestre 1988

La revue HALIOTIS est indexée par le Bulletin signalétique du C.N.R.S., Zoological Record et Referativniy Zhurnal.

P. 3966

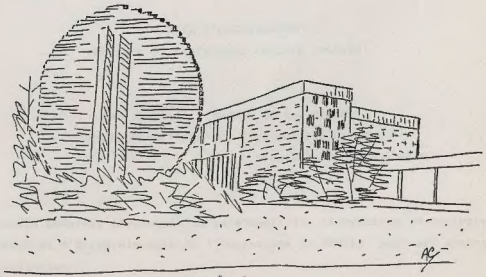
VII e CONGRES

de la

SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE

Congrès, 7, 1987, Rennes. - 7 ème Exposition Paris

RENNES *du 31 Août au 2 Septembre 1987)*



BIBL.DU MUSEUM PARIS

COMITE DE PATRONAGE

du

VIIè Congrès de la Société Française de Malacologie.

(RENNES, 31 Août - 2 Septembre 1987)

****

UNIVERSITE DE RENNES I

MINISTERE DE L'EDUCATION NATIONALE

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE (I.N.R.A.)

INSTITUT FRANCAIS POUR LA RECHERCHE ET L'EXPLOITATION DE LA MER (IFREMER)

INSTITUT TECHNIQUE DE L'AVICULTURE ET DES ELEVAGES DES PETITS ANIMAUX (ITAVI)

AGENCE NATIONALE DE VALORISATION DE LA RECHERCHE (ANVAR)

CONSEIL REGIONAL DE BRETAGNE

CONSEIL GENERAL D'ILLE-et-VILAINE

CONSEIL GENERAL DU MORBIHAN

CHAMBRE D'AGRICULTURE D'ILLE-et-VILAINE

VILLE DE RENNES

VILLE DE VANNES

COMITE D'ORGANISATION

Monsieur le Professeur Jacques DAGUZAN

Secrétariat : Madame Hélène BRIENT

Organisation technique : Madame Odile MEREL

: Monsieur Jean Luc FOULON

Le Comité remercie l'ensemble du personnel du laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie de l'Université de RENNES pour son active participation.

****

Volume imprimé sur les Presses de l'Université d'AIX-MARSEILLE. 1988

Monsieur le Professeur Edouard FISCHER-PIETTE venant de décéder, la Société Française de Malacologie

a voulu lui rendre hommage en lui consacrant cet ouvrage.

Professeur Edouard FISCHER-PIETTE

1899-1988

(Cliché n°1776 prêté par la Bibliothèque du Museum National d'Histoire naturelle de PARIS ; photographie déposée en 1953).

BIBL.DU MUSEUM PARIS

EDOUARD FISCHER (1899-1988)

Professeur Honoraire au Muséum National d'Histoire naturelle, Edouard FISCHER (Edouard FISCHER-PIETTE) vient de s'éteindre à l'âge de 89 ans. Petit-fils de Paul FISCHER, fils d'Henri FISCHER et descendant par sa mère d'Edouard PIETTE, il vint à la Conchyliologie et à la Malacologie, influencé dès son jeune âge par les traditions scientifiques de sa famille.

A 18 ans, il fait la guerre, s'étant porté volontaire dès 1917 dans un régiment d'infanterie. Puis il entre à l'Ecole Normale Supérieure en 1921. Agrégé de sciences naturelles en 1925, il débute une carrière scientifique en étudiant l'histophysiologie des organes lymphocytogènes et de l'hépatopancréas des Crustacés Décapodes.

Appelé en 1925 au laboratoire maritime du Muséum, alors situé à Saint-Servan, il commence ses longues courses sur le littoral de la Manche et de l'Atlantique en préparant sa thèse de doctorat sur " La Bionomie et l'Océanographie littorales sur la Rance et le littoral de la Manche". Pendant près de 30 ans, Edouard FISCHER accumule les observations d'abondance de plusieurs espèces caractéristiques de la zone des marées du Pas de Calais à la Galice : Prosobranches, Cirripèdes, Algues. Cette longue durée d'observation des populations à distribution linéaire sur la majeure partie de leur aire de répartition a permis à Edouard FISCHER d'observer des fluctuations périodiques liées sans doute à des événements climatiques imperceptibles à court terme et localement autour des stations marines.

Edouard FISCHER étudie également le degré d'euryhalinité des espèces estuariennes,notamment dans la Rance ; il consigne de nombreuses remarques écologiques, qui ont servi de base de comparaison ultérieure, permettant d'évaluer les modifications induites par la construction de l'usine marémotrice.

Par goût, Edouard FISCHER était écologiste et s'intéressait aux corrélations entre la variabilité intraspécifique et les facteurs climatiques.

Sous-Directeur, puis Professeur au Muséum, Directeur du Laboratoire de Malacologie et du Laboratoire maritime de Dinard, Edouard FISCHER-PIETTE entreprit un considérable travail de réorganisation des collections malacologiques au profit de la communauté.

Ses travaux consacrés à la taxonomie des Mollusques se répartissent en deux groupes principaux :

- Révisions des familles et genres de Mollusques Bivalves, à partir des collections du Muséum national, publiées en nombreuses monographies ;
- Taxonomie des Mollusques terrestres de Madagascar.

L'oeuvre publiée par Edouard FISCHER-PIETTE entre 1924 et 1983 comporte près de 300 titres.

Edouard FISCHER-PIETTE était un homme infatigable, courageux, courtois et d'une grande discrétion. Il a poursuivi ses études taxonomiques jusqu'à la limite de ses moyens physiques, venant chaque jour au laboratoire depuis son domicile éloigné et c'est avec beaucoup d'émotion que nous avons appris sa disparition.

Claude LEVI
Professeur au Museum.

Allocution de Monsieur le Professeur Jacques DAGUZAN
Président de la Société Française de Malacologie.

Monsieur le PRESIDENT DE L'UNIVERSITE.
Messieurs les REPRESENTANTS DE L'INRA et de l'ITAVI.
Monsieur le VICE-PRESIDENT DU CONSEIL REGIONAL.
Monsieur le MAIRE de VANNES.
Mesdames et Messieurs les CONSEILLERS REGIONAUX,GENERAUX et MUNICIPAUX.
Chers COLLEGUES et AMIS,
LADIES and GENTLEMEN.

J'AI L'HONNEUR EN TANT QUE PRESIDENT DE LA SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE D'OUVRIR, ICI à RENNES, le 7ème CONGRES DE NOTRE SOCIETE.

QU'IL ME SOIT PERMIS DE VOUS ACCUEILLIR EN BRETAGNE, CETTE FOIS à RENNES, PUISQU'EN 1978 C'EST NOTRE COLLEGUE et AMI, le PROFESSEUR LUCAS QUI AVAIT ORGANISE CETTE MEME MANIFESTATION à BREST.

TOUT D'ABORD, PERMETTEZ-MOI D'EXCUSER CERTAINS ABSENTS QUI AURAIENT SOUHAITE ETRE PARMI NOUS :

MONSIEUR LE MINISTRE MEHAIGNERIE, PRESIDENT DU CONSEIL GENERAL D'ILLE-et-VILAINE, RETENU PAR UNE REUNION IMPORTANTE, MAIS QUI ARRIVERA EN COURS DE SEANCE, CE QUI MONTRE SON INTERET TOUT PARTICULIER POUR LE DEVELOPPEMENT DE LA CONCHYLICULTURE ET SURTOUT DE L'HELICICULTURE DANS NOTRE REGION.

MONSIEUR LAUBIER, HAUT-CONSEILLER SCIENTIFIQUE D'I.F.R.E.M.E.R. ACTUELLEMENT EN MISSION OCEANOGRAPHIQUE.

MONSIEUR CHEVASSUS, CHEF DU DEPARTEMENT INRA "HYDROBIOLOGIE ET FAUNE SAUVAGE" QUI N'A PU SE JOINDRE A NOUS ETANT RETENU A UN AUTRE COLLOQUE, MAIS QUI M'A CHARGE DE VOUS DIRE COMBIEN IL ETAIT INTERESSE PAR LA MALACOLOGIE ET SES APPLICATIONS.

MONSIEUR LE PROFESSEUR HAMEURT, VICE-PRESIDENT DE L'UNIVERSITE DE RENNES I, RESPONSABLE DU CAMPUS SCIENTIFIQUE DE BEAULIEU, ACTUELLEMENT EN MISSION, MAIS QUI VIENDRA VOUS SOUHAITER LA BIENVENUE DES SON RETOUR A RENNES, MERCREDI PROCHAIN.

MONSIEUR LE PROFESSEUR VICENTE, DE L'UNIVERSITE DE MARSEILLE, NOTRE COLLEGUE ET AMI, ACTUELLEMENT EN MISSION.

ENFIN, JE TRANSMETS EGALEMENT LES EXCUSES DE CERTAINS COLLEGUES QUI N'ARRIVERONT QUE DEMAIN, EN PARTICULIER, LES PROFESSEURS LUCAS ET LE PENNEC, MEMBRES ACTIFS DE NOTRE SOCIETE.

JE SALUERAI TOUT PARTICULIEREMENT LA PRESENCE DE NOS AMIS ALGERIENS, ALLEMANDS, ANGLAIS, ARGENTINS, BELGES, CANADIENS, CHILIENS, MEXICAINS, NIGERIANS, PORTUGAIS et TUNISIENS, QUI ONT EU LE COURAGE D'EFFECTUER QUELQUEFOIS UN LONG VOYAGE, POUR ETRE PARMI NOUS ET VENIR PRESENTER LE RESULTAT DE LEURS RECHERCHES. QU'ILS SOIENT LES BIENVENUS !

LA SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE A MAINTENANT 19 ANS ET COMPTE ACTUELLEMENT PLUS DE 360 MEMBRES. CHAQUE ANNEE, SON EFFECTIF NE CESSE DE S'ACCROITRE ET D'ACCUEILLIR DE JEUNES CHERCHEURS,GAGE DE LA VITALITE DE LA MALACOLOGIE.

L'ANNEE 1987 A ETE CELLE DE LA METAMORPHOSE DE NOTRE REVUE "HALIOTIS" QUI S'EST VUE DOTEE D'UNE NOUVELLE PRESENTATION DIGNE DE SA RENOMMEE INTERNATIONALE.

PENDANT DE NOMBREUSES ANNEES, LA MALACOLOGIE A ETE CONSIDEREE COMME LA SCIENCE DES "COQUILLARDS" OU DE COLLECTIONNEURS DE COQUILLES, ET BEAUCOUP DE GENS DISAIENT : " C'EST INTERESSANT D'EFFECTUER DES RECHERCHES SUR LES MOLLUSQUES, MAIS A QUOI CELA SERT-IL ? ".
ACTUELLEMENT, IL N'EST PLUS NECESSAIRE DE CONVAINCRE QUI QUE CE SOIT DE L'IMPORTANCE DE LA MALACOLOGIE ET DE SES APPLICATIONS.
DE NOS JOURS, LES MOLLUSQUES SONT ETUDIES, CAR ILS CONSTITUENT UN ELEMENT FONDAMENTAL DES ECOSYSTEMES MARIN, DULCICOLE et TERRESTRE. ILS POSENT DES NOMBREUX PROBLEMES RELATIFS AU FONCTIONNEMENT DES POPULATIONS VIVANTES ET A LEUR INSERTION DANS LES ECOSYSTEMES, EN PARTICULIER :

* PROBLEMES DE DYNAMIQUE DE POPULATIONS, DE COMPETITIONS INTERSPECIFIQUE ET INTRASPECIFIQUE, DE RENOUVELLEMENT DES STOCKS ET DU RECRUTEMENT DES JEUNES, D'EVOLUTION ET DE VARIATIONS EN RELATION AVEC L'ENVIRONNEMENT ;

* PROBLEMES DE BIOLOGIE FONDAMENTALE COMME MODELES D'ETUDES DE DIVERS MECANISMES BIOLOGIQUES,ECOLOGIQUES-ET ECOPHYSIOLOGIQUES ;

* PROBLEMES DE LA GESTION RATIONNELLE DE LA PECHE DES MOLLUSQUES ET DE LEUR ELEVAGE : OSTREICULTURE, MYTILICULTURE, PECTINICULTURE, VERICULTURE, ET PLUS RECEMMENT L'HELICICULTURE OU ELEVAGE DES ESCARGOTS.

AVEC 128 PARTICIPANTS ET 84 COMMUNICATIONS, CETTE SEMAINE SERA BIEN REMPLIE. NON SEULEMENT LA QUANTITE Y EST, MAIS LA QUALITE EGALEMENT, J'EN SUIS CONVAINCU.

DANS UN PREMIER TEMPS, LE CONGRES SE DEROULERA PENDANT LES DEUX PREMIERES JOURNEES, AVEC DES COMMUNICATIONS VARIEES, ET AXEES SUR DE NOMBREUX ASPECTS DE LA MALACOLOGIE REGROUPES EN PLUSIEURS THEMES .

DE PLUS, TROIS SESSIONS "POSTERS" SERONT ORGANISEES PENDANT LESQUELLES LES AUTEURS PRESENTERONT BRIEVEMENT LEURS TRAVAUX ET POURRONT REPONDRE AUX NOMBREUSES QUESTIONS POSEES.

AU POINT DE VUE DE LA CONCHYLICULTURE OU ELEVAGE DES MOLLUSQUES, LA MYTILICULTURE ET L'OSTREICULTURE, TANT TRADITIONNELLES QUE MODERNES, SONT DE NOS JOURS BIEN ETABLIES, IL N'EN EST PAS DE MEME POUR L'HELICICULTURE OU ELEVAGE DES ESCARGOTS, QUI EST UNE PRODUCTION NOUVELLE ET QUI COMMENCE ACTUELLEMENT A DONNER DES RESULTATS TRES ENCOURAGEANTS. BIEN QUE LES RECHERCHES SE POURSUIVENT ET S'INTENSIFIENT DANS CE DOMAINE, LE TRANSFERT DES RESULTATS SE FAIT DEJA DEPUIS QUELQUES ANNEES AU NIVEAU DES ELEVEURS. CETTE NOUVELLE PRODUCTION ANIMALE INTERESSE BEAUCOUP DE MONDE, IL N'Y A QU'A VOIR LE NOMBRE DE CHERCHEURS FRANCAIS ET ETRANGERS ICI PRESENTS. A CETTE OCCASION, JE SUIS TRES RECONNAISSANT DE LA CONFIANCE ET DE LA COLLABORATION QUE M'ONT DONNEES ET APPORTEES MES COLLEGUES DE L'INRA POUR M'EPAULER DANS CETTE VOIE.

JE REMERCIE DONC MESSIEURS MAULEON, DIRECTEUR DES PRODUCTIONS ANIMALES DE L'INRA,ET SON ADJOINT, MONSIEUR SCHELLENBERG D'AVOIR CRU A CETTE NOUVELLE FORME DE CONCHYLICULTURE, AINSI QUE MON AMI MONSIEUR VRILLON, DIRECTEUR DU MAGNERAUD ET MON FIDELE COMPAGNON, J.C. BONNET, ASSISTANT-INGENIEUR, CHARGE DE L'UNITE HELICICOLE STATIONNEE SUR CE CENTRE. ENFIN, JE NE PEUX OUBLIER LE ROLE TRES IMPORTANT JOUE PAR L'INSTITUT TECHNIQUE DE L'AVIVULTURE ET DES ELEVAGES DES PETITS ANIMAUX (I.T.A.V.I.) POUR LE DEVELOPPEMENT DE CETTE PRODUCTION ET, EN PARTICULIER, MON AMI MONSIEUR GUEGAN, INGENIEUR, AVEC QUI J'AI EFFECTUE MES PREMIERES APPLICATIONS DES RECHERCHES A L'ELEVAGE.

ENFIN, JE REMERCIE MONSIEUR LE PROFESSEUR CURTES, PRESIDENT DE L'UNIVERSITE DE RENNES I, POUR SA CONFIANCE, AINSI QUE TOUS CEUX QUI DE PRES OU DE LOIN, NOUS ONT AIDE DANS NOS RECHERCHES.

RASSUREZ-VOUS, LE TRAVAIL NE SERA PAS NOTRE SEULE OCCUPATION DURANT CES QUELQUES JOURS : RECEPTION A L'HOTEL DE VILLE DE RENNES, VISITE GUIDEE DU MUSEE DE BRETAGNE, EXCURSION AU MONT-SAINT-MICHEL, A SAINT-MALO, BARRAGE DE LA RANCE ET A DINAN, ET ENFIN BANQUET DE CLOTURE.

JE NE VOUDRAIS PAS TERMINER CE DISCOURS SANS REMERCIER TOUS CEUX QUI M'ONT AIDE A L'ELABORATION DE CETTE MANIFESTATION, PAR LEUR SOUTIEN FINANCIER : UNIVERSITE DE RENNES I, INRA, IFREMER, MINISTERE DE L'EDUCATION NATIONALE, ITAVI, CONSEIL REGIONAL DE BRETAGNE, CONSEIL GENERAL D'ILLE-ET-VILAINE, CONSEIL GENERAL DU MORBIHAN, VILLE DE RENNES, VILLE DE VANNES, ANVAR et CHAMBRE D'AGRICULTURE D'I.& V. OU PAR LEUR AIDE MATERIELLE OU PHYSIQUE : LES CHERCHEURS ET TECHNICIENS DU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE GENERALE ET ECOPHYSIOLOGIE, ET LE SERVICE TECHNIQUE DE L'UNIVERSITE DE RENNES I. SANS EUX, CETTE MANIFESTATION N'AURAIT PU AVOIR LIEU.

JE DECLARE DONC OUVERT LE 7ème CONGRES DE LA SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE ET SOUHAITE A TOUS UN EXCELLENT SEJOUR A RENNES.

I THUS DECLARE OPENED THE SEVENTH CONGRESS OF THE FRENCH SOCIETY OF MALACOLOGY, AND HOPE ALL OF YOU HAVE AN EXCELLENT STAY IN RENNES.

SOMMAIRE

Allocution du Président.

Liste des Participants 1 - 6

COMMUNICATIONS

THEME I : TAXONOMIE, REPARTITION, ECOLOGIE, STRUCTURES.

Président de Séance : Professeur TARDY.

SAURIAU P.G. et GRUET Y. - Essai de reconstitution d'un Paléoenvironnement marin récent dans le marais Poitevin (Charente-Maritime). 9-20

BAUDET J., GRUET Y. et MAILLARD Y. - Distribution de certaines espèces de la malacofaune aquatique du marais Breton-Vendéen (Loire-Atlantique et Vendée). 21-31

ZAOUALI J. et BAETEN S. - Contribution à l'étude des Melanopsis (Gastropoda, Prosobranchia, Thiaridae) tunisiens. 33-41

REAL G. et REAL-TESTUD A.M. - La malacofaune terrestre de l'Ile de Corse : Historique et inventaire actualisé. 43-54

HOMMAY G. et BRIARD F. - Apport du piégeage dans le suivi des peuplements de Limaces en grande culture. 55-74

BOISMERY J. - Structure et développement de la glande de l'oviducte de la Seiche : Sepia officinalis L. 75-84

THEME II : REPRODUCTION ET GENETIQUE.

Président de Séance : Professeur LAMOTTE.

TOURARI A.L., CROCHARD C. et PIHAN J.C. - Action de la température sur le cycle de reproduction de Dreissena polymorpha (Pallas). 85-98

LAMBERT M.C. - Etude de l'impact de la température sur les capacités reproductrices de Lymnaea peregra (Müller) (Gastéropode Pulmoné Basommatophore). 99-106

TARDY J. et MOCQUARD J.P. - Effets du groupement et de la photopériode sur la croissance, la précocité et la fertilité du Mollusque Nudibranche Eubranchus doriae (Trinchese, 1879). 107-119

BAHAMONDES-ROJAS I. et TARDY J. - Induction de la métamorphose chez Eubranchus doriae (Trinchese, 1879) (Mollusque : Nudibranche) par diverses substances bioactives. 121-130

LAMOTTE M. - Facteurs influençant la diversité du polymorphisme de la coquille dans les populations naturelles de Cepaea nemoralis (Moll. Pulmonés). 131-151

THEME III : NUTRITION, CROISSANCE, PHYSIOLOGIE ET METABOLISME.

Président de Séance : Professeur DUPOUY.

DONVAL A., LE PENNEC M., HERRY A., DIOURIS M. et MORAGA D. - Structures particulières du tractus digestif d'un bivalve symbiotique, Thyasira flexuosa Montagu (Thysiridae). 159-169

CHARRIER M. - Structure des glandes salivaires d'Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné). 171-183

COSTIL K. et DAGUZAN J. - Influence de la température sur la croissance et le potentiel reproducteur de Planorbarius corneus L. (Gastéropode, Pulmoné Basommatophore, Planorbidae) , au cours de sa première année de vie, en conditions expérimentales. 185-193

DIOURIS M., MORAGA D., LE PENNEC M., HERRY A. et DONVAL A. - Chimioautotrophie et nutrition chez les Lucinacea, bivalves littoraux de milieux réducteurs. I : Activités enzymatiques des bactéries chimioautotrophes associées aux branchies. 195-205

LE PENNEC M., HERRY A., DIOURIS M., MORAGA D. et DONVAL A. - Chimioautotrophie et nutrition chez les Lucinacea, bivalves littoraux de milieux réducteurs. II : Caractéristiques morphologiques des bactéries symbiotiques et modifications structurales adaptatives des branchies de l'hôte. 207-217

KLEIN D. - Consommation en eau par voie digestive chez Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Stylommatophore) en fonction de la température et de l'humidité relative. 219-230

RODRIGUEZ GIL L., OGAWA J., ALDANA ARANDA D. et LE PENNEC M. - Induction de la métamorphose du Lambi, Strombus Gigas (Mollusque Gastéropode), par une algue rouge, Laurentia sp. 231-237

THEME IV : ECOTOXICOLOGIE ET PARASITOLOGIE

Président de Séance : Professeur PIHAN.

BENYAHIA M., CROCHARD C. et PIHAN J.C. - Toxicité, Bioaccumulation et relargage du plomb chez Dreissena polymorpha ; effet de l' EDTA et des Phosphates. 239-249

MAAROUF A.M., MOUABAD A. et PIHAN J.C. - Bioaccumulation et relargage du zinc chez la moule d'eau douce, Dreissena polymorpha Pallas. Effet de l'EDTA. 251-259

MOUABAD A., MAAROUF A. et PIHAN J.C. - Effets de la température et de l'exposition au zinc dissous sur l'activité respiratoire de la moule d'eau douce Dreissena polymorpha. 261-268

POULICEK M., THOME J.P. et LOUVET M. - Accumulation de polychlorobiphényles (PCB) dans la coquille des Bivalves Mytilidae. 269-281

PARACHE A. - Influence du réchauffement lié au fonctionnement d'une centrale électrique sur le cycle de reproduction de Mytilus galloprovincialis (Martigues-Ponteau, Méditerranée nord-occidentale). 283-295

MORAND S. - Eléments d'épidémiologie de Nemhelix bakeri Morand et Petter (Nematoda, Cosmocercidae), parasite de l'appareil génital de Helix aspersa Müller (Gastropoda, Helicidae). 297-304

RESUME DES POSTERS 307-313

LISTE DES PARTICIPANTS.

ALBUQUERQUE DE MATOS R.M.
Centro de genética e Biologia molecular.
Université de LISBONNE (Portugal)

ALDAMA-ARANDA Dalila
Institut Technologique de Merida,
YUCATAN, MEXICO (Mexique)

AUPINEL Pierrick
Unité Hélicicole de la Station INRA du Magneraud
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie,
Université de RENNES I.

BAHAMONDES-ROJAS Ingrid
Laboratoire de Biologie et Biochimie marines
I.U.T. LA ROCHELLE.

BAILEY, Stuart E.R.
Department of Environmental Biology of Manchester
University MANCHESTER (Angleterre)

BAUDET Joseph
Laboratoire de Biologie marine
Université de NANTES

BEAUVAIS M.N.
Laboratoire d'Ecologie
Université de METZ

BENYAHIA Mohamed
Laboratoire d'Ecologie
Université de METZ

BIENFEID K.
Lehrstuhl für Tierzucht der TU MUNCHEN
Université de MUNICH (R F A)

BIZET Chantal
Laboratoire d'Anatomie comparée
Université PARIS VII

BLANC Alain
Laboratoire de Biologie animale et appliquée
Université de SAINT-ETIENNE

BODOY Alain
I.F.R.E.M.E.R. LA TREMBLADE.

BOISMERY Jean
Laboratoire de Zoologie
Université de CAEN.

BONNET Jean Claude
Unité Hélicicole du Magneraud
Centre INRA POITOU-CHARENTES - SURGERES.

BOUCAUD-CAMOU Eve
Laboratoire de Zoologie
Université de CAEN.

BOUCHAUD Olivier
Station de Biologie marine de l'Ile Bailleron
Université de RENNES I.

BOUCNET Philippe
Laboratoire de Biologie marine et Malacologie
Muséum National d'Histoire naturelle. PARIS.

BRIARD Pascal
Station de Zoologie INRA
COLMAR.

BUISSON Bernard
Laboratoire de Biologie animale et appliquée
Université de SAINT-ETIENNE.

CABARET Jacques
Station de Pathologie aviaire et Parasitologie
INRA TOURS-NOUZILLY.

CHARRIER Maryvonne
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

CHETAIL Monique
Laboratoire d'Anatomie comparée
Université PARIS VII.

CHEVOLOT L.
UA 322 du CNRS - Faculté des Sciences de BREST.

CLAIREAUX Didier
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

CLANZIG Sylvain
Laboratoire de Biologie marine et Malacologie.
Ecole Pratique des Hautes Etudes - PARIS.

COCHARD Jean Claude
I.F.R.E.M.E.R. - Centre de BREST.

COOK A.
Department of Biology
Université ULSTER (Irelande du Nord).

COSTIL Katherine
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

CROCHARD C.
Laboratoire d'Ecologie
Université de METZ.

DAGUZAN Jacques
Laboratoire de Zoologie et D'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

DANIEL J.Y.
I.F.R.E.M.E.R. - Centre de BREST.

DAS A.
Laboratorium voorAlgemene Biologie.
Université ANTWERPEN (Belgique).

DE GRISSE André
Laboratorium voor Dierkunde.
Université de GAND - GENT (Belgique)

DESLOUS-PAOLI Jean Marc
I.F.R.E.M.E.R. - LA TREMBLADE.

DE SMET W.H.
Laboratorium voor Algemene Biologie
Université ANTWERPEN (Belgique).

DEVAUCHELLE Nicole
I.F.R.E.M.E.R.- Centre de BREST.

DIOURIS Marcel
Laboratoire de Physiologie végétale
Faculté des Sciences de BREST
Université de Bretagne Occidentale.

DONVAL Anne
Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences de BREST
Université de Bretagne Occidentale.

DORANGE Germaine
Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences de BREST
Université de BRETAGNE Occidentale.

DUPOUY Jacques
Laboratoire de Biologie generale, Taxonomie expérimentale - Université de PERPIGNAN.

DUREL-ZVENIGOROSKI Nathalie
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université deRENNES I.

DUVAL André
Department de Biologie
Université LAVAL à QUEBEC (Canada)

FERNANDEZ Felipe
Laboracoria de Biologia general
Université de BARCELONE (Espagne).

FOURNIE Jean
Laboratoire d'Anatomie comparée
Université de PARIS VII.

GALLOIS Loïk
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I

GERARD André
Eclosserie du Tinduff
Laboratoire LE DANTEC
C.L.F.M. BREST.

GIANBERINI L.
Laboratoire d'Ecologie
Université de METZ.

GIOVENAZZO Pierre
Department de Biologie
Université LAVAL à QUEBEC (Canada)

GOULLETQUER Philippe
I.F.R.E.M.E.R. LA TREMBLADE.

GRUET Yves
Laboratoire de Biologie marine
Université de NANTES.

GUILLER Anne Monique
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

GUILLOU Jacques
Laboratoire d'Océanographie biologique.
Université de BREST.

HADJ KACEM-KAHALFALLAH Narjess
Institut de Biochimie et de Biologie appliquée
Université de CAEN.

HELLER Joseph
Department de Zoologie
Université de JERUSALEM (Israël).

HERAL Maurice
I.F.R.E.M.E.R. LA TREMBLADE.

HERRY Angèle
Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de BREST
Université de BRETAGNE OCCIDENTALE.

HOMMAY Gérard
Station de Zoologie - INRA.
COLMAR.

ITTI'EL Attaya
Departement de Zoologie
Université de JERUSALEM (Israël)

JOLLIVET Didier
Station de Biologie marine de l'Ile Bailleron
Université de RENNES I.

JOSSES-PALES Marie Annette
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

KATTOULAS M.E.
Laboratoire de Zoologie
Université de THESSALONIQUE (Grèce).

KLEIN-ROLLAIS Dominique
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

LAMBERT Marie Cécile
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

LAMOTTE Maxime
Laboratoire de Zoologie
Ecole Normale Supérieure ULM, PARIS.

LAZARIDOU - DIMITRIADOU Maria
Laboratoire de Zoologie
Université de THESSALONIQUE (Grèce)

LE BRETON Jacques
Institut de Biochimie et de Biologie appliquée
Université de CAEN.

LE CALVE Dominique
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

LECOZ J R.
I.F.R.E.M.E.R. - Centre de BREST.

LE MARTELOT-LEGUHENNEC Marie
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

LE PENNEC Marcel
Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences de BREST
Université de BRETAGNE OCCIDENTALE.

LE ROUX Auguste
Station de Biologie marine de l'Ile Bailleron
Université de RENNES I.

LORVELEC Olivier
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

LOUVET Murielle
Laboratoire de Morphologie, Systématique et Ecologie animale. Université de LIEGE (Belgique)

LUBET Pierre
Institut de Biochimie et de Biologie appliquée
Universite de CAEN.

LUCAS Albert
Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de BREST
Universite de BRETAGNE OCCIDENTALE.

MAAROUF Abdelmalek
Laboratoire d'Ecologie
Université de METZ.

MADEC Luc
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

MANEO Roger
Station de Biologie marine de l'Ile Bailleron
Université de RENNES I.

MAILLARD Guy
Laboratoire de Biologie marine
Université de NANTES.

MAZURIER Pierre
I.F.R.E.M.E.R. - LA TREMBLADE.

MEDHIOUB Amel
Laboratoire de Zoologie
Université de CAEN.

MENDEL C.
Lerstuhl für Tierzucht der TU MUCHEN
Université de MUNICH (R F A).

METIVIER Bernard
Laboratoire de Biologie marine et Malacologie
Muséum National d'Histoire naturelle - PARIS.

MOAL Jeanne
I.F.R.E.M.E.R. - BREST

MORAGA Dario
Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de BREST
Université de BRETAGNE OCCIDENTALE.

MORAND Serge
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

MORCHID A.
Centre d'Océanologie de MARSEILLE.

MOUABAD Abdelmalek
Laboratoire d'Ecologie
Université de METZ.

NASSI Henri
Laboratoire de Biologie générale, Taxonomie expérimentale. Université de PERPIGNAN

NEAUPORT Claude
Laboratoire d'Anatomie comparée
Université PARIS VII

OGAGWA J.
Groupo JICA (Japon)
Institut Technologique de MERIDA YUCATAN MEXICO.

ORIGNY Raymond
10, rue Ernest Renan
TOURS.

PAILLARD Christine
Laboratoire de Zoologie et d'Océanographie biologique
Faculté des Sciences de BREST.

PANA-KOYIMTZI E.
Laboratoire de Zoologie
Université de THESSALONIQUE (Grèce).

PARACHE Alain
I.F.R.E.M.E.R. - Centre d'ARCACHON.

PAULET Yves Marie
Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de BREST
Université de BRETAGNE OCCIDENTALE.

PIGEOT Jacques
Professeur de Sciences naturelles
Lycée Technique de ROYAN.

PIHAN Jean Claude
Laboratoire d'Ecologie
Université de METZ.

POULICEK Machieu
Laboratoire de Morphologie, Systématique et Ecologie animale. Université de LIEGE (Belgique).

PROU Jean
I.F.R.E.M.E.R. LA TREMBLADE

PUPIER .
Laboratoire de Biologie animale et appliquée
Université SAINT-ETIENNE.

RAFIK Daou
I.F.R.E.M.E.R. - LA TREMBLADE.

RAZET Daniel
I.F.R.E.M.E.R. LA TREMBLADE

RAVAIL Brigitte
CREMA - L'HOUMEAU
NIEUL-sur-MER.

REAL Anne-Marie
Laboratoire de Biologie marine et Malacologie
Muséum National d'Histoire naturelle - PARIS.

REAL Guy
Institut Universitaire de Biologie marine - ARCACHON.

REINHARDT F.
Lehrstuhl für Tierzucht der TU MUNCHEN
Universität de MUNICH (R F A)

RICHARD Georges
Laboratoire de Biologie marine et Malacologie
Ecole Pratique des Hautes Etudes - PARIS.

RODRIGUEZ L.
Institut Technologique de MERIDA
Universite Yucatan MEXICO (Mexique)

ROSELL J.
Laboratoria de Biologia general
Universite de Barcelone (Espagne)

SALAUN Michel
Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de BREST
Université de BRETAGNE OCCIDENTALE.

SAMAIN Jean François
I.F.R.E.M.E.R. - Centre deBREST.

SAURIAU Pierre Guy
Laboratoire de Biologie marine
Université de NANTES.

SHAFEE M.S.
Institut Agronomique et Vèterinaire HASSAN II
RABAT (Maroc)

STAIKOV A.S.
Laboratoire de Zoologie
Université de THESSALONIQUE.

TAROT Jean
Laboratoire de Biologie et Biochimie marines
I.U.T. LA ROCHELLE.

THOME Jean Pierre
Laboratoire de Morphologie, Systematique et Ecologie
animale. Université de LIEGE (Belgique).

TOURARI Abdellatif
Laboratoire d'Ecologie
Université de METZ.

TRITAR Slim
Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de BREST
Université de BRETAGNE OCCIDENTALE.

VAISSIERE Raymond
Laboratoire de Biologie et d'Ecologie marines
Université de NICE.

VAN BOMPU E.A.
Laboratorium voor Algemene Biologie
Université ANTWERPEN (Belgique).

VERLY Dominique
Unité Helicicole INRA du Magneraud.
Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie
Université de RENNES I.

WOLONIEZ
I.F.R.E.M.E.R. - LA TREMBLADE.

ZAOUALI Jeanne
Institut National Agronomique
Université de TUNIS. (Tunisie).

Communications :

HALIOTIS, 18 (1988) : 9 - 20.

ESSAI DE RECONSTITUTION D'UN PALEOENVIRONNEMENT MARIN RECENT DANS LE MARAIS POITEVIN (Charente-Maritime)

par

Pierre Guy SAURIAU et Yves GRUET

Laboratoire de Biologie marine, Faculté des Sciences et Techniques
2, rue de la Houssinière, 44 072 Nantes Cedex 03

ABSTRACT : AN ATTEMPT TO RECONSTITUTE A RECENT MARINE PALEOENVIRONMENT IN THE MARAIS POITEVIN (CHARENTE-MARITIME, FRANCE).

A core of 13.8 meters long has been sampled near Charron (Charente-Maritime) in the Marais Poitevin. Its malacofauna is compared to the actual molluscan communities of the Marennes-Oleron bay. Two different patterns were distinguished in the benthos of this bay : subtidal muddy sand communities and intertidal muddy communities.

The investigation of this core sample reveals three main periods. During the first, evidence of exposure to open sea is given by mixture of subtidal species from rocks such as Chlamys varia, Anomia ephippium, Ostrea edulis, Gibbula cineraria and from sandy bottoms such as Spisula subtruncata, Corbula gibba. During the second period Cerastoderma edule was the most abundant species on intertidal flats. Finally a typical intertidal, sheltered muddy community prevailed with Hydrobia ulvae as the most common species in this area. This comparison has allowed us to reconstitute the chronological sequences of marine biotopes near Charron since about 3280 B.P.

RESUME :

L'étude des restes malacologiques d'un sondage de 13,8 m de profondeur réalisé dans le Marais Poitevin à Charron (Charente-Maritime) est comparée à celle des peuplements actuels de Mollusques du bassin de Marennes-Oléron (Charente-Maritime). Dans cette région les peuplements se répartissent selon deux grands ensembles : un pôle marin subtidal de milieux meubles vaso-sableux et un pôle de peuplements intertidaux souvent très envasés.

L'analyse verticale du sondage met en évidence trois grandes phases. La première montre une nette influence marine avec un mélange d'espèces subtidales de milieu meuble (Spisula subtruncata, Corbula gibba...) et de milieu rocheux (Chlamys varia, Anomia ephippium, Ostrea edulis, Gibbula cineraria). La seconde phase où domine Cerastoderma edule affirme le caractère intertidal du peuplement. Enfin, la dernière phase correspond à un peuplement typique de vasière intertidale abritée, avec une dominance du Gastéropode Hydrobia ulvae. La comparaison de ces peuplements actuels et anciens permet de reconstituer la succession chronologique de l'environnement marin dans la région de Charron depuis environ 3280 B.P.

Mots clés : Mollusques, Paléoenvironnement, Holocène, Marais Poitevin, Peuplements actuels, Marennes-Oléron

Key-words : Mollusca, Paleoenvironment, Holocen, Marais Poitevin, Actual communities, Marennes-Oléron

INTRODUCTION

Dans le but de retracer l'évolution chronologique des biotopes marins d'un sondage fossile réalisé dans le Marais Poitevin à Charron, il nous a paru intéressant de comparer sa malacofaune fossile avec celles d'études bionomiques actuelles et notamment avec la répartition géographique des Mollusques du bassin de Marennes-Oléron situé non loin du sondage (Fig. 1). Ce sondage a été réalisé à l'ouest du Marais Poitevin

(Fig. 1) au lieu dit "La Bergerie" sur la commune de Charron en Charente-Maritime (46°18'04" N et 1°2'38"W). Il correspond à une épaisseur de 13,8 mètres de sédiment. Le niveau + 3 mètres du sondage est à l'altitude du zéro N.G.F. Il s'agit d'un remplissage de vases marines dont la base est datée du début du Subatlantique soit 3280 ± 80 B.P. Gif 6762[1]. Le Marais Poitevin est en effet une zone de comblement récent (Verger 1968) en bordure de laquelle de nombreux sites archéologiques ont été répertoriés et pour certains fouillés.

Un programme de plusieurs sondages y est mené depuis quelques années [2]. Il s'agit d'une étude pluridisciplinaire basée sur des analyses parallèles de la même carotte pour en dégager les caractères sédimentologiques (analyses sédimentaires et géochimiques par Colleuil et Holtzapffel, 1986) et les caractères biologiques (analyses des pollens par Visset, 1987, des foraminifères par Maisonneuve, Margerel et Nikodic, 1986 et de la malacofaune par Gruet, 1987). Le but à atteindre est donc de reconstituer l'environnement contemporain des sites archéologiques.

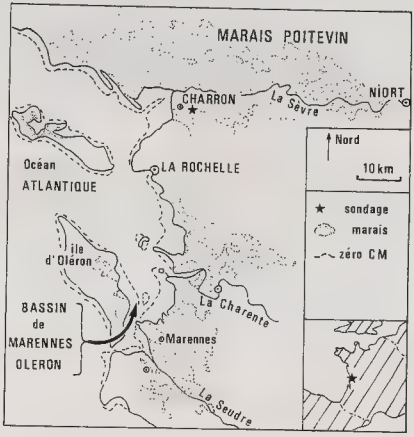


Figure 1 - Situation du sondage de la "Bergerie" près de Charron dans le Marais Poitevin et du bassin de Marennes-Oléron.

[1] Analyse radiocarbone réalisée par G. Delibrias, CNRS, CEA, Centre des faibles radioactivités.

[2] Dans le cadre de l'ATP d'Archéologie métropolitaine du CNRS, intitulée "Environnement et Economie du Néolitique à l'âge du fer, de l'estuaire de la Loire au Marais Poitevin", et dirigée par J. L'Helgouach (Maître de recherches au CNRS).

Pour cela nous admettrons comme principes directeurs qu'à un même type d'association malacologique (Ancien ou Actuel) correspondent les mêmes conditions écologiques du biotope. Cette optique "actualiste" nous paraît raisonnable pour des périodes proches.

MATERIEL ET METHODES

1 - Prélèvement et échantillonnage de la malacofaune

Dans le cas du sondage les prélèvements sont répartis à peu près régulièrement le long de la carotte, mais en les rapprochant lorsqu'il semble y avoir des discontinuités. Des portions de carottes de 9 cm de diamètre et de 5 cm de hauteur (surface de 78,5 cm pour un volume de 393 cm^3) sont tamisées sur une maille de 2 millimètres de côté. Les coquilles sont triées, déterminées, dénombrées puis pesées. Le nombre des Gastéropodes correspond à celui des ouvertures (péristomes) et celui des Bivalves au nombre de charnières. Les résultats pourront être exprimés en nombres, en poids, en pourcentages numériques ou pondéraux.

La stratégie d'échantillonnage des peuplements actuels du bassin de Marennes-Oléron a été exposée en détail par Sauriau (1986, 1987). Les échantillons des 370 stations sont prélevés à la benne Smith-Mac-Intyre, sur une épaisseur de 10 à 15 cm pour une surface de 0,10 m^2, le volume de prélèvement variant selon le type de substrat. En particulier cette benne n'est pas adaptée aux prélèvements sur substrat dur, ce qui rendra la comparaison difficile lorsqu'un substrat rocheux apparaîtra dans le sondage. La maille du tamis était de 1 millimètre de côté ce qui permet d'avoir une meilleure idée de l'importance des petites espèces et des jeunes Mollusques.

De nettes différences existent donc entre les deux techniques de prélèvement. Certaines d'entre-elles pourraient être réduites par exemple en employant des carottiers dans les deux cas et en tamisant sur une maille de taille identique. D'autres différences sont inhérentes à chaque discipline : le biologiste ne considère que les animaux vivants, alors que le paléontologiste dénombre toutes les coquilles qu'elles aient appartenu à des animaux vivants, morts ou transportés. Il serait alors possible de suggérer pour l'intérêt du paléontologiste que des études sur la malacofaune actuelle puissent être menées en considérant toutes les coquilles (vivantes et mortes). Cela permettrait une meilleure comparaison entre "ancien" et "actuel". Par ailleurs lors de la comparaison et de l'interprétation, dans le cas de Marennes-Oléron, les peuplements se répartissent à un moment donné dans l'espace subhorizontalement (avec des zones de contacts ou de mélanges) ; dans l'autre cas (sondage) une série verticale ou stratigraphie apparaît, qui est interprétée comme une succession d'évènements dans le temps. Il ne faudra donc pas alors oublier, qu'il peut y avoir des discontinuités, des lacunes dues par exemple à une érosion entre deux périodes de dépôt. Ce n'est ainsi que moyennant de grandes précautions, qu'il est possible d'envisager une comparaison entre l'actuel et un passé même très récent. Ce travail est une première approche qui ne tiendra compte que des changements majeurs se dégageant de l'analyse malacologique du sondage de Charron en comparaison de l'étude des peuplements actuels du bassin de Marennes-Oléron.

2 - Les analyses sédimentologiques

Les analyses sédimentologiques du sondage ont été réalisées par Colleuil et Holtzapffel (1986) qui séparent trois fractions dans le sédiment : l'une dite grossière

supérieure à 2 millimètres, le plus souvent composée de débris coquilliers, la seconde dite sableuse de 2 mm à 50 µm et une fraction silto-argileuse de taille inférieure à 50 µm. Les analyses sédimentologiques qui ont accompagné les prélèvements biologiques du bassin de Marennes-Oléron situent selon Chassé et Glémarec (1976) une fraction de graviers supérieure à 2 mm, puis une fraction de sable comprise entre 2 mm et 63 µm et enfin une fraction fine pélitique à une taille inférieure à 63 µm. L'importance relative de cette fraction fine a une signification quant aux conditions de milieu et à l'abondance de certaines espèces. Il faut ajouter que pour les peuplements actuels la teneur en eau des vases joue aussi un rôle important. Les pourcentages relatifs des diverses fractions sédimentaires ne sont pas directement comparables. En effet, dans un cas (bassin de Marennes-Oléron) la limite de taille pour les particules fines est de 63 µm et surtout le sédiment n'est pas décalcifié. Dans l'autre cas, (sondage de Charron) le sédiment est décalcifié et la limite de la fraction fine est à 50 µm.

3 - Datation et cotes

Les datations radiocarbones ont été réalisées par G. Delibrias (voir note 1) à partir de coquilles du sondage. Elles ont donné comme résultats en années 3280 ± 80 B.P. à environ - 10,7 m N.G.F., 1890 ± 80 B.P. à environ - 4 m N.G.F., 1350 ± 80 B.P. à - 0,9 m N.G.F. et enfin une valeur aberrante (Visset, 1986) de 2400 ± 80 B.P. à environ + 0,25 m N.G.F. Ce sondage correspond donc à la période climatique du subatlantique autrement dit à l'Holocène supérieur (Prigent, 1977). Les datations sont exprimées en B.P. c'est-à-dire "Before Present", la date de référence étant l'année 1950 de notre ère (Prigent, 1977). Les cotes du sondage sont indiquées en N.G.F. c'est-à-dire par rapport au nivellement général de la France dont le zéro se situe à environ + 3 mètres en cote marine (C.M.). Cette dernière cote est couramment utilisée par les océanographes.

RESULTATS

1 - Analyses sédimentologiques

Dans le cas du sondage étudié, les analyses sédimentologiques de Colleuil et Holtzapffel (1986) montrent qu'il y eu très vite un envasement du milieu (Fig. 2). En effet, trois phases se dégagent : à la base de la carotte, les sédiments grossiers dominent ; puis entre - 10 m et - 3,5 m N.G.F. les taux de pélite varient nettement (de 40 à 100 %) ; enfin dans la partie supérieure du sondage, l'envasement se stabilise à des valeurs supérieures à 60 %.

2 - Comparaison des associations faunistiques

La comparaison entre "actuel" et "ancien" n'est valide que si les coquilles du sondage correspondent à des associations trouvées "en place". De fait l'état de conservation des coquilles et la découverte de Bivalves valves jointives indiquent qu'en général, pour ce sondage, s'il y a eu transport, il fut minime. Néanmoins, certaines coquilles notamment d'Ostrea, de Cardium ou d'Hydrobia ont visiblement été transportées et abimées.

Par ailleurs, la composition malacologique de tous les niveaux de la carotte de Charron montre une forte similitude qualitative avec celle des peuplements actuels. Il n'y a pas de mélange flagrant entre les peuplements tels que l'on peut l'observer,

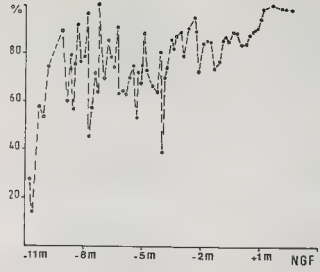


Figure 2 - Evolution du taux de pélites du sondage de Charron en fonction de la profondeur exprimée en cote N.G.F. (d'après Colleuil et Holtzapffel, 1986).

par exemple, dans certains cordons coquilliers de l'île de Sainte Radégonde-des-Noyers (Marais Poitevin), (Gruet, inédit). Les aspects qualitatifs et quantitatifs sont schématisés sur un tableau (Fig. 3) où les différentes espèces sont classées en fonction de leurs abondances relatives et de leurs fréquences selon trois catégories : dominantes, accessoires et plus rares. Pour chacun des sites, numériquement, les espèces communes (Fig. 3, *) représentent plus de 90 % du nombre d'individus.

La forte similitude entre la malacofaune des peuplements du sondage et celle du bassin de Marennes-Oléron pourrait indiquer qu'il n'y a pas eu de changement climatique notable depuis le début de ce dépôt. Mais, en fait, il faut remarquer que dans le domaine climatique, le milieu marin reste beaucoup plus tamponné et donc moins précis que le milieu terrestre. Ainsi, les peuplements marins de Charron se retrouvent actuellement depuis la Mer du Nord jusqu'au nord de l'Espagne ce qui correspond à la "Province tempérée moyenne" définie par Glémarec (1978).

3 - Succession des associations malacologiques et conditions de milieu

D'après les variations des pourcentages relatifs des espèces les plus abondantes (Fig. 4), il est possible schématiquement de découper le sondage en trois grandes phases marines et une phase superficielle terrestre.

a - La base du sondage vers - 10,8 m N.G.F. à - 10,3 m, c'est-à-dire vers ou postérieurement à 3280 B.P. révèle deux peuplements différents mais ayant parfaitement pu vivre côte à côte :

a.1 - Une association d'espèces d'épifaune

Il s'agit d'espèces infralittorales (Pérès et Picard, 1964) de fonds rocheux ou de galets avec les Gastéropodes Gibbula cineraria, Odostomia, Rissoa parva, Tricolia pullus et les Bivalves Anomia ephippium, Ostrea edulis, Chlamys varia, Modiolus... Les espèces dominantes sont Ostrea edulis (Fig. 4A), Anomia ephippium (Fig. 4B) et Gibbula cineraria.

De telles associations sont communes sur la côte atlantique par exemple au Pont d'Yeu (Vendée) (Gruet, inédit) ou dans les chenaux de marée du golfe du Morbihan

LIEU	FOND	ESPECES DOMINANTES	ESPECES ACCESSOIRES	ESPECES RARES
CHARRON	ROCHEUX	Ostrea edulis Anomia ephippium*	Gibbula cineraria Odostomia sp. Chlamys varia* Mytilidae	Rissoa guerini Bittium reticulatum Hinia incrassata* Rissoa parva Tricolia pullus
PHASE 1				
RONCE	MEUBLE	Spisula subtruncata* Corbula gibba*	Abra sp* Abra nitida* Abra alba* Nucula sp.* Parvicardium exiguum	Cerastoderma edule* Solenidae* Cardium echinatum Turbonilla elegantissima Mysella bidentata*
MARENNES-OLERON	GALETS	Crepidula fornicata* Corbula gibba* Hinia reticulata Chlamys varia*	Nucula nucleus* Abra alba* Dentalium vulgare* Dentalium inaequicostatum*	Solen marginatus* Cylichna cylindracea Sphaerocardium paucicostatum Calyptrea chinensis Anomia ephippium*
OLERON	MEUBLE	Spisula subtruncata* Nucula turgida* Corbula gibba* Abra nitida* Mysella bidentata*	Fabulina fabuloïdes Dentalium inaequicostatum* Hinia reticulata* Angulus tenuis	Cultellus pellucidus Pandora inaequivalvis* Sphaerocardium paucicostatum Turritella communis
PHASE 2				
CHARRON	INTERTIDAL	Cerastoderma edule*	Hydrobia ulvae* Haminea sp. Macoma balthica* Abra nitida* Retusa truncatula*	Scrobicularia plana* Rissoa guerini Abra tenuis* Ostrea edulis Mytilidae*
OLERON	INTERTIDAL	Cerastoderma edule* Hydrobia ulvae* Abra tenuis* Mysella bidentata	Mytilus edulis* Angulus tenuis Macoma balthica* Venerupis deccussata Hinia reticulata	Odostomia sp. Littorina littoralis
PHASE 3				
CHARRON	INTERTIDAL	Hydrobia ulvae*	Cerastoderma edule* Scrobicularia plana* Retusa truncatula* Macoma balthica*	Abra sp.* Philine sp. Turbonilla elegantissima Abra tenuis* Abra nitida
OLERON	INTERTIDAL	Scrobicularia plana* Hydrobia ulvae* Macoma balthica*	Abra tenuis* Retusa truncatula* Cerastoderma edule*	Venerupis decussata Haminea navicula* Littorina littoralis

Figure 3 - Liste des Mollusques les plus abondants à Charron et dans le bassin de Marennes-Oléron. Les espèces communes aux deux sites sont indiquées par un astérisque (*).

(Glémarec, 1964). Dans certaines conditions Ostrea edulis peut dominer et constituer de véritables bancs naturels. Ainsi, Marteil (1960) in Glémarec (1964) note que, dans le golfe du Morbihan, les bancs d'huîtres sont situés à l'accore des chenaux entre - 4 m C.M. et le niveau des basses mers de vive-eau.

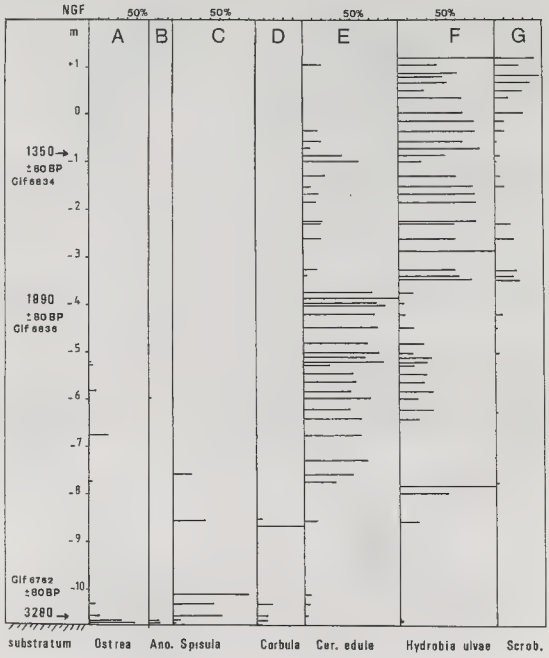


Figure 4 - Pourcentages relatifs de quelques espèces dominantes dans le sondage de Charron. La profondeur est exprimée en cote N.G.F. et les datations en années B.P.

Dans le bassin de Marennes-Oléron les espèces Anomia ephippium et Chlamys varia (Fig. 5A) ne se développent que sur des fonds de galets envasés (Roche Juliard et Courante d'Oléron au centre). Ces zones se caractérisent par de forts courants de marées pour une profondeur variant entre - 1 m et 3 m C.M.

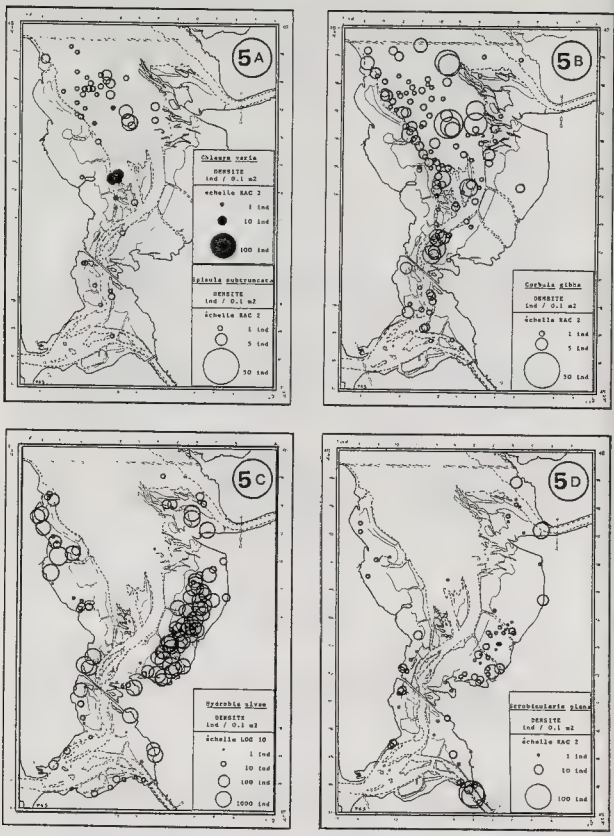


Figure 5 - Répartition spatiale des densités de Chlamys varia (5A) de Spisula subtruncata (5A), de Corbula gibba (5B), de Hydrobia ulvae (5C) et de Scrobicularia plana (5D) dans le bassin de Marennes-Oléron.

Autrement dit, ce peuplement infralittoral typique n'a pu se développer à Charron qu'en présence de courants suffisamment forts pour éviter un complet envasement du substrat. Cela suppose aussi des conditions de salinité marine et d'immersion permanente (1 à 3 m sous le zéro marin) ou d'exceptionnelle émersion lors de basses mers de vives-eaux.

a.2 - Une association d'espèces de l'endofaune

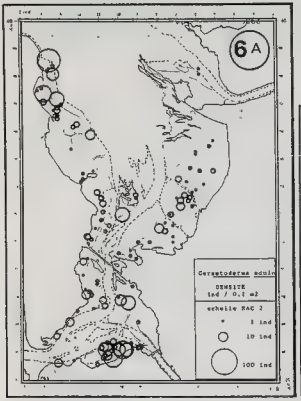
Les Bivalves Spisula subtruncata (Fig. 4C), Corbula gibba (Fig. 4D) dominent et sont associés à Cardium (aculeatum ou echinatum), Parvicardium, Nucula et Abra sp. Dans le golfe du Morbihan, Glémarec (1964) décrit un peuplement similaire sous le nom de faciès à Nucula turgida du peuplement classique à Abra alba, peuplement bien représenté dans les chenaux entre + 0,6 m C.M. et - 3 m à - 5 m C.M.

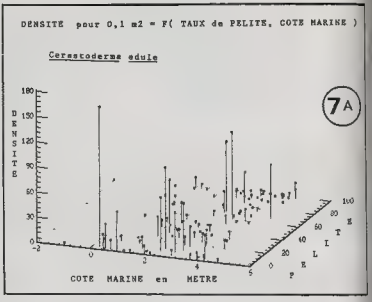
Dans le bassin de Marennes-Oléron Spisula subtruncata (Fig. 5A) est cantonnée dans la partie nord et vit dans un sédiment sablo-vaseux (pélites > 50%) ou vaseux, à une profondeur variant de - 9 m à + 1 m C.M., exceptionnellement dans les chenaux intertidaux. La distribution de Corbula gibba (Fig. 5B) est, par contre, plus large géographiquement, dans un sédiment sablo-vaseux pour des profondeurs de - 7 m à - 5 m C.M., avec une remontée possible de cette espèce en limite de l'intertidal et dans les chenaux intertidaux pour des sédiments plus fins balayés par des eaux très turbides. Autrement dit, cette association d'espèces dans le sondage de Charron doit se rapporter à un peuplement de milieu meuble subtidal.

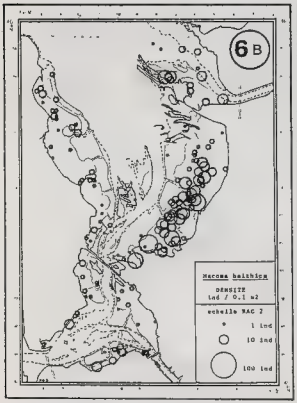
b - La partie moyenne du sondage de - 8 ou - 7 à - 4,2 m N.G.F. environ, c'est-à-dire jusqu'à 1890 B.P. révèle une nouvelle association de Mollusques de sédiments meubles avec en général une dominance de Bivalves : Cerastoderma edule (Fig. 4E), Macoma balthica, Scrobicularia plana, Abra sp., et les Gastéropodes Hydrobia ulvae, Haminea sp., et Retusa truncatula.

Dans le bassin de Marennes-Oléron la plupart des estrans abritent le peuplement à Macoma balthica (Thorson, 1957) avec les Mollusques Cerastoderma edule, Abra tenuis, Scrobicularia plana et Hydrobia ulvae. Mais C. edule se distingue par son biotope de sédiments plus sableux (Fig. 6 A), milieu soumis à un constant renouvellement des eaux superficielles et pour une cote marine de 0 à + 3 mètres. Cette espèce domine dans le bassin sur les estrans nord-ouest, sur la côte d'Oléron et sur les estrans sud avec parfois présence d'herbiers de Zostera nana (Fig. 6 A). Cependant Macoma balthica ainsi que A. tenuis, S. plana et H. ulvae semblent préférer des sédiments plus vaseux pour des taux de pélites > 70 % (Fig. 6B) gorgés d'eau se situant sur les vasières de l'est (Fig. 5C, 5 D et 6 B) pour une cote marine de + 2 m à + 5 m. Ces vasières forment des milieux très abrités à forte accumulation détritique.

Dans le sondage de Charron le fait que Cerastoderma edule domine nettement indiquerait un milieu de slikke intertidale sablo-vaseuse de bas à moyen niveau (0 à + 3 m C.M.) avec néanmoins un certain renouvellement des eaux de surface. Il est possible aussi qu'il y ait eu alors quelques herbiers de Zostera nana autour du niveau moyen de la marée. Par ailleurs l'absence pratiquement totale d'épifaune signifierait que les substrats durs voisins étaient ensablés ou envasés.







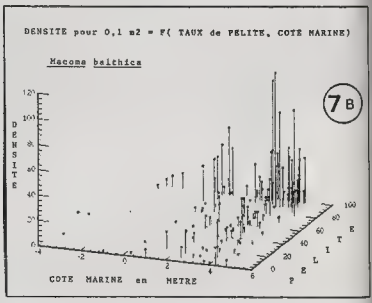


Figure 7 - Nombre d'individus selon le taux de pélites en % et la cote marine en mètre pour Cerastoderma edule (7A) et Macoma balthica (7B) dans le bassin de Marennes-Oléron.

Figure 6 - Répartition spatiale des densités de Cerastoderma edule (6A) et de Macoma balthica (6B) dans le bassin de Marennes-Oléron.

c - La partie supérieure du sondage entre - 4,2 m et + 1,2 m N.G.F. indique que le même type de peuplement que précédemment est retrouvé, mais avec une abondance accrue d'Hydrobia ulvae (Fig. 4F) et une nette présence de Scrobicularia plana (Fig. 4G). Ceci correspond à un faciès estuarien tel qu'on peut l'observer dans l'estuaire de la Loire (Le Magueresse et Gruet, 1976).

Dans le bassin de Marennes-Oléron Hydrobia ulvae occupe des sédiments vaseux intertidaux de + 1 m à + 4 m C.M. pour un taux de pélites entre 40 et 100 % (Fig.5 C) alors que Scrobicularia plana se distribue dans des sédiments de vases pures (taux de pélites > 80 %) pour une cote de + 3 m à + 5 m C.M. (Fig.5 D) avec une prédominance dans les milieux plus estuariens (Charente au nord et Seudre au sud) ou dans les milieux du haut estran (vasière de l'est). Il est donc vraisemblable de supposer à Charron, l'existence de vasières intertidales sous influence possible de dessalures et situées entre le niveau moyen et supérieur des marées (+ 3 m à + 6 m C.M.).

d - Au-dessus de + 2 m N.G.F., la faune terrestre actuelle apparaît avec les Mollusques Gastéropodes Helix aspersa, Vallonia pulchella et Vertigo sp. Cette faune n'a pu s'établir qu'après les "assèchements monastiques" de cette région, assèchements qui dateraient du Moyen-Age (12ème et 13ème siècle de notre ère, selon Pacteau).

CONCLUSION

La reconstitution de paléoenvironnements même récents pose de nombreuses questions auxquelles le développement des études de bionomie benthique pourra partiellement répondre. Néanmoins les différences entre les techniques et les méthodes rendent les comparaisons difficiles. Il est probable que des études actuelles tenant compte du "vivant" comme du "mort" et menées sur des sites ou stations "types" devraient permettre une meilleure approche de cette question.

Dans le cas du sondage étudié les analyses sédimentologiques montrent qu'il y a très vite un colmatage par des sédiments fins. Parallèlement la suite chronologique des associations de Mollusques indique que l'on se situe dans un contexte de milieu de plus en plus fermé et se rapprochant du niveau des hautes mers. Il est concevable d'imaginer que le site du sondage devait d'abord être un biotope assez exposé, à l'entrée d'une baie largement ouverte. Lors de cette période deux types d'associations subtidales sont rencontrés l'un de milieu meuble, l'autre de milieu rocheux montrant que ces derniers ne sont pas ennoyés. Puis, il y succède une association typiquement intertidale où domine Cerastoderma edule : l'influence marine se manifeste encore mais réduite. Le passage à cette deuxième phase a pu correspondre à la formation de cordons littoraux ou à une modification locale d'une chenal de marée. Enfin, le caractère de milieu fermé et peu profond s'accentue dans la troisième phase avant le passage à un milieu terrestre.

Cette interprétation à partir d'un seul carottage reste fragmentaire. Il faudra l'analyse des autres sondages en cours remontant plus loin dans le temps et situés sur d'autres sites pour arriver à une meilleure reconstitution du paléoenvironnement du Marais Poitevin et pour, en particulier, aborder la question des variations relatives du niveau marin.

BIBLIOGRAPHIE

CHASSE, C., GLEMAREC, M., 1976. Principes généraux de la classification des fonds pour la cartographie biosédimentaire. J. Rech. Océanogr., 3 (1) : 1-18.

COLLEUIL, B., HOTZAPFFEL, T., 1986. Analyses sédimentologiques et géochimiques des sondages de "Charron" et "Pied Lizet". Rapport de l'ATP "Environnement et Economie du Néolithique à l'Age du Fer, de l'estuaire de la Loire au Marais poitevin", 24 p. dactylo.

GLEMAREC, M., 1964. Bionomie benthique de la partie orientale du Golfe du Morbihan. Can. Bio. mar., 5 : 33-96.

GLEMAREC, M., 1978. Distribution bathymétrique et latitudinale des Bivalves du Golfe de Gascogne. Haliotis, 9 : 23-32.

GRUET, Y., 1987. Les Mollusques du sondage de Charron (Charente-Maritime). Rapport de l'ATP "Environnement et Economie du Néolithique à l'Age du Fer, de l'estuaire de la Loire au Marais Poitevin", 15 p. dactylo.

LE MAGUERESSE, A., GRUET, Y., 1976. Etude écologique d'avant projet sur le site de Corsept (Loire-Atlantique). Contrat CNEXO, EDF, 155 p. dactylo.

MAISONNEUVE, E., MARGEREL, J.P., NIKODIC, J., 1986. Les Foraminifères des sondages de Charron et de Pied Lizet (Charente-Maritime). Rapport de l'ATP "Environnement et Economie du Néolithique à l'Age du Fer, de l'estuaire de la Loire au Marais Poitevin", 32 p. dactylo.

PACTEAU, C., non daté. Le Marais poitevin. Ed. Artaud Frères, Carquefou (Nantes), 32 p.

PERES, J.M., PICARD, J., 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. Rec. Trav. St. mar. Endoume, 31 (47) : 137 p.

PRIGENT, D., 1977. Contribution à l'étude de la transgression flandrienne en Basse Loire. Apport de l'Archéologie. Thèse de Spécialité (Géologie appliquée). U.E.R. des Sciences de la Nature, Université de Nantes, 177 p. dactylo.

REGRAIN, R., 1980. Géographie physique et télédétection des Marais charentais. Composé à l'Imprimerie Valade (Amiens). Imprimé par Paillart (Abbeville). 512 p.

SAURIAU, P.G., 1986. Echantillonnage des populations naturelles de Mollusques compétiteurs trophiques des huîtres cultivées Crassostrea gigas du bassin de Marennes-Oléron : aspects méthodologiques. C.I.E.M./C.M. 1986/K : 30 p.

SAURIAU, P.G., 1987. Les Mollusques non cultivés du bassin de Marennes-Oléron : quantification et répartition géographique des stocks. Haliotis, 16 : 527-541.

THORSON, G., 1957. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). In Treatise on marine ecology and paleoecology. Geol. Soc. America, Memoir 67,(1) : 461-534.

VERGER, F., 1968. Marais et Wadden du littoral français. Biscaye Frères, Bordeaux, 541 p.

VISSET, L., 1987 . Etude polleanalytique de quelques sites du Marais Poitevin. Bull. A.F.E.Q, 2 : 81-91.

WELSCH, J., 1919. Le Marais Poitevin. Etude de terrains modernes. Bull. Serv. Carte géol. France et Topogr. Souterr., 1914-1919, 23 (137) : 67 p.

HALIOTIS, 18 (1988) : 21-31.

DISTRIBUTION DE CERTAINES ESPECES DE LA MALACOFAUNE AQUATIQUE DU MARAIS BRETON-VENDEEN (LOIRE-ATLANTIQUE ET VENDEE)

par

Joseph BAUDET, Yves GRUET et Yves MAILLARD

Laboratoire de Biologie Marine, Faculté des Sciences et Techniques, 2, rue de la Houssinière, 44 072 Nantes Cedex 03.

ABSTRACT : DISTRIBUTION OF SOME AQUATIC MOLLUSCS OF THE BRETON-VENDEEN MARSH (WEST COAST OF FRANCE).

This atlantic littoral marsh is located south of the Loire estuary ; it is flat with a very low altitude, most of it being below the mean high water level of spring tides. Lock-gates situated on the water-ways allow a human control or hydraulic management both marine and freshwater. The various water regimes and salinities characteristics of the localities studied explain the species richness. We have mapped the distribution of the main aquatic molluscs in summer. The euryhaline marine species inhabit the channels between the sea and the nearest lock-gate. The brackish-water species as Cerastoderma glaucum, Abra ovata subrostrata and Hydrobia ventrosa are located in the ditches and basins of the salt-managed marsh (old salterns). They also seasonaly invade the brackish waters of the channels. In summer, when salt-water enters the freshwater areas, a few species can remain : Physa acuta, Limnaea peregra, L. ovata and Hydrobia jenkinsi. The species richness is higher in the freshwater of the water-ways and the isolated ponds ; but drying and eutrophication disturb their development. In winter the stream of the freshwater running to the sea spreads the limnetic species along the main water-ways, whereas the marine and brackish-water species die.

RESUME

Ce marais littoral atlantique est essentiellement situé sous le niveau des plus hautes marées. Les vannages implantés sur les grands axes hydrauliques compartimentent le marais et permettent des gestions hydrauliques saisonnières : évacuation d'eau douce ou admission d'eau marine. Les milieux aquatiques sont très variés, ce qui entraîne la diversité de la malacofaune. En été, les peuplements de Mollusques présentent une zonation horizontale selon le gradient de salinités. Les espèces marines euryhalines s'avancent peu dans le secteur aval des canaux ("étiers"). Dans le marais saumâtre, les Mollusques euryhalins Cerastoderma glaucum, Abra ovata subrostrata et Hydrobia ventrosa, qui vivent dans les bassins et les fossés, peuvent aussi s'installer dans les grands canaux. Au contact du secteur limnique, une zone oligo-mésohaline s'étend en été et sélectionne Physa acuta, Limnaea peregra, L. ovata et Hydrobia jenkinsi. Enfin, dans le domaine limnique, une grande diversité d'espèces dulçaquicoles se maintient malgré la sécheresse estivale. En hiver les Mollusques dulçaquicoles sont dispersés sur toute la longueur des grands canaux d'évacuation des eaux douces vers la mer.

Mots clés : Mollusques aquatiques, eau saumâtre, distribution saisonnière, marais littoral, Vendée, Loire-Atlantique.

Key-words : Aquatic Mollusca, brackish water, seasonal distribution, littoral marsh, Vendée, Loire-Atlantique.

INTRODUCTION

Situé au sud de l'estuaire de la Loire (fig. 1), le marais breton-vendéen s'étend sur 36000 hectares dont la plupart se situent sous le niveau des plus hautes marées. Le réseau hydrographique (fig. 2) comporte de grands axes ("étiers" et principaux

canaux), des fossés de drainage et des fossés d'alimentation d'anciens marais salants. De nombreux aménagements tels que digues et vannages tentent de maîtriser la circulation et les niveaux de l'eau dans ce marais qui est soumis à la fois aux influences marines et aux apports d'eau douce en provenance des coteaux limitrophes. Nous avons déjà montré que les différentes gestions hydrauliques créent une grande diversité de milieux aquatiques soumis à de fortes variations saisonnières (BAUDET et coll., 1987 a). Nous examinerons ici la distribution de la malacofaune aquatique le long des grands axes hydrauliques ainsi que dans les bassins et les mares plus ou moins isolées du reste du réseau.

MATERIEL ET METHODES

Pour chaque station étudiée, nous avons dressé l'inventaire des Mollusques aquatiques. L'effort de prélèvement a été sensiblement le même pour toutes les stations. Il a consisté à prospecter tous les types de substrats représentés (vase, substrats durs, herbiers aquatiques, ainsi que les végétaux des rives) pendant une durée d'environ 1 heure, à trois personnes. La présence d'individus morts ou de coquilles vides "en place" montre que les espèces correspondantes ne s'y développent que saisonnièrement ou même seulement certaines années. Les stations ont été visitées à plusieurs reprises en hiver et en été. Seules les répartitions correspondant à un état estival "moyen" ont été cartographiées.

Les stations étudiées ont été choisies parce qu'elles étaient représentatives des différents types de milieux aquatiques ou bien de zones de transition. Pour les caractériser, nous nous sommes guidés sur les variations des salinités qui dépendent directement des conditions climatiques annuelles et de la gestion hydraulique déterminée par les Syndicats de Marais.

RESULTATS

I - CONDITIONS HYDROLOGIQUES

Sur une carte simplifiée du réseau hydrographique (fig. 1), le marais breton-vendéen apparaît divisé en deux parties : le marais de Bourgneuf, Machecoul et Bouin au nord et le marais de Monts au sud. Dans les deux cas, les rivières qui descendent du coteau sont canalisées dans leur traversée du marais vers la mer. Ces "étiers" ou canaux sont barrés par des vannages, les plus importants étant situés à l'aval : ce sont les vannages "à la mer" qui contrôlent l'admission d'eau marine ou "envois de marées" et les évacuations d'eau douce ou "chasses d'eau". La figure 2 présente, de manière schématique, un axe hydraulique. Adaptées aux besoins locaux et aux conditions météorologiques, les gestions hydrauliques obéissent à deux grands principes. En hiver, l'eau douce qui s'accumule dans le marais est évacuée vers la mer. Le vannage "amont"(V.2) est alors ouvert en permanence et le vannage "à la mer" (V.1) n'est ouvert qu'à marée descendante tandis qu'il est maintenu fermé lors du flot pour empêcher la remontée de la marée. En été, à l'amont de V.2, une certaine quantité d'eau est conservée, subissant souvent des régimes de stagnation et d'étiage importants. Dans la partie intermédiaire du marais, là où se pratiquait la saliculture, les eaux douces hivernales sont évacuées en mer et remplacées par de l'eau marine.

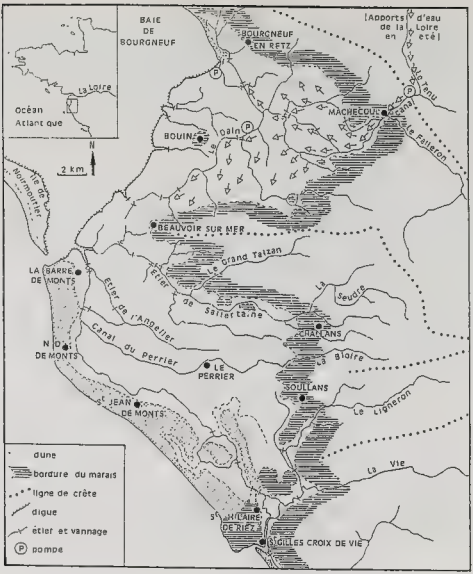


Fig. 1 - Présentation générale du marais : réseau hydrographique et principaux vannages.

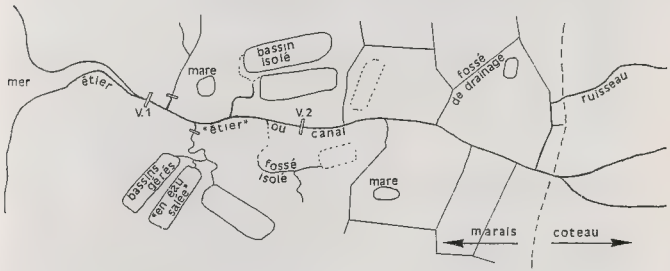


Fig. 2 - Présentation schématique d'un axe hydraulique traversant le marais et des différents milieux aquatiques, raccordés ou non à cet axe.

Cette gestion découpe chaque axe hydraulique en trois secteurs. Le secteur "aval", où joue librement la marée, dessale fortement en hiver à marée descendante. Dans le secteur "amont" l'eau douce s'accumule et circule en hiver, elle stagne en été. Enfin le secteur intermédiaire, compris entre les deux vannages, contient alternativement de l'eau douce en hiver et des eaux marines ou saumâtres en été. La partie du marais actuellement "gérée en eau salée" en période estivale est délimitée sur les figures 4 à 11.

Mais, en fait, les conditions hydrologiques et notamment la salinité des eaux, ne se calquent pas rigoureusement sur ces trois secteurs de gestion. Ainsi l'exemple de l'Etier du Pont-Angelier en 1984 (fig. 3) illustre une forte remontée du front de salinité à l'amont du vannage V.2 pendant toute la durée de la gestion estivale. Un secteur oligo-mésohalin s'y développe au détriment du secteur limnique. Par ailleurs une nette stratification haline caractérise généralement ce secteur dont l'étendue varie selon les années (BAUDET et coll., 1987 a).

De plus, là où le réseau secondaire de l'ancien secteur salicole est mal entretenu, de nombreux fossés et bassins sont plus ou moins isolés (fig. 2). Il en résulte, pendant l'été, une grande diversité des milieux aquatiques répartis "en mosaïque" dans le marais saumâtre : eaux renouvelées ou stagnantes, oligohalines à sursalées, fréquents assèchements, crises dystrophiques, etc... (BAUDET et coll. 1987 b). Enfin les mares sont très nombreuses ; isolées du réseau, elles constituent des milieux dulçaquicoles disséminés dans le maillage des fossés. Alimentées par les seules eaux de pluie, elles s'assèchent souvent en été.

Dans la partie nord du marais, de l'eau douce en provenance de la Loire est actuellement amenée en été par la rivière du Tenu (TALUREAU, 1965 ; MAILLARD, 1977); elle permet de limiter les effets de la sécheresse dans le marais situé à l'est du Dain (Fig. 1).

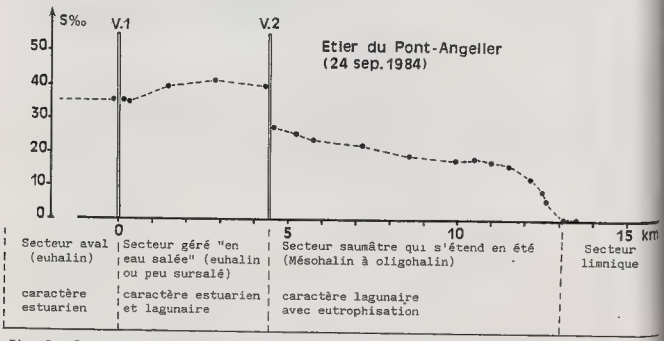


Fig. 3 - Exemple de gradient de salinités le long d'un axe hydraulique et caractéristiques hydrologiques des secteurs successifs. (V_1 = vannage du Pont-neuf ; V_2 = vannage de la Croix-Givrand.

II - DISTRIBUTION DE LA MALACOFAUNE

La distribution des Mollusques est tributaire de nombreux facteurs, les plus importants étant les conditions de gestion hydraulique, avec les variations de salinités, de niveaux d'eau et de températures qui en découlent. Pour simplifier, nous présenterons ici les répartitions extrêmes correspondant aux deux grandes périodes saisonnières de gestion, en considérant un axe hydraulique théorique traversant le marais depuis la mer jusqu'au coteau. Quant aux cartes de répartition, elles correspondent à un état estival moyen.

A - Inventaire faunistique

La liste qui suit comporte les espèces rencontrées dans le marais et dans les secteurs proches, en communication avec lui. Nous n'avons pas tenu compte des Mollusques élevés dans les bassins conchylicoles et qui se rencontrent de ce fait dans certains canaux des polders.

GASTEROPODES

Littorinidae : Littorina littorea (L., 1758), L. neritoides (L., 1758)

Hydrobiidae : Hydrobia ulvae Pennant, 1777, H. ventrosa Montagu, 1803, H. jenkinsi Smith, 1889 ; Bithynia leachi (Shepard, 1823), B. tentaculata (L., 1758)

Valvatidae : Valvata cristata Müll., 1774, V. piscinalis (Müll., 1774)

Atyidae : Haminea navicula (Da Costa, 1778)

Ellobiidae : Alexia myosotis (Drap., 1801)

Physidae : Aplexa hypnorum (L., 1758), Physa fontinalis (L., 1758), P. acuta (Drap. 1805)

Limnaeidae : Limnaea truncatula (Müll., 1774), L. palustris (Müll., 1774), L. ovata (Drap., 1805), L. peregra (Müll., 1774), L. stagnalis (L., 1758), Myxas glutinosa (Müll., 1774)

Planorbidae : Planorbis corneus (L., 1758), Anisus planorbis (L., 1758), A. vortex (L.,1758), A. rotundatus (Poiret, 1801), A. laevis (Alder, 1838), A. albus (Müll., 1774), A. complanatus (L., 1758), A. contortus (L., 1758), A. crista (L., 1758).

Ancylidae : Ancylus fluviatilis (Müll., 1774), Acroloxus lacustris (L., 1758)

Succineidae : Succinea putris (Linné, 1758), Succinea sp.

BIVALVES

Mytilidae : Mytilus edulis L., 1758

Ostreidae : Crassostrea gigas Thunberg, 1793

Cardiidae : Cerastoderma glaucum (Bruguière, 1789)

Veneridae : Scrobicularia plana (Da Costa, 1778), Abra ovata subrostrata (P. Fischer, 1867)

Tellinidae : Macoma balthica (L., 1758)

Unionidae : Unio sp., Anodonta cygnaea (L., 1758)

Sphaeriidae : Pisidium sp., Sphaerium lacustre (Müll., 1774)

Dreissenidae : Dreissena polymorpha (Pallas, 1771), Congeria cochleata Nyst, 1835

B - Distribution en période hivernale

Dans le secteur intermédiaire des "étiers" (entre V.1 et V.2) l'évacuation des eaux douces en mer crée un courant qui peut entraîner des Mollusques dulçaquicoles

situés dans les herbiers à l'amont. Dans une eau pratiquement douce cohabitent alors des espèces dulçaquicoles qui ont dérivé et une faune saumâtre qui résiste au dessalement. Ainsi le Gastéropode Hydrobia ulvae et les Bivalves Cerastoderma glaucum, Abra ovata subrostrata et plus rarement Scrobicularia plana peuvent survivre au dessalement. La durée de la gestion hivernale, de 3 mois à 9 mois (septembre-décembre à avril-juin) ainsi que l'intensité des froids hivernaux conditionnent cette survie, qui varie donc selon les années.

Les bassins et fossés de l'ancienne zone salicole restent nettement plus salés que l'étier dont ils dépendent car ils ne reçoivent que les eaux pluviales correspondant à leur propre superficie et à celle de leur étroite bordure ; en outre la dilution s'y opère progressivement. La faune saumâtre y résiste très bien.

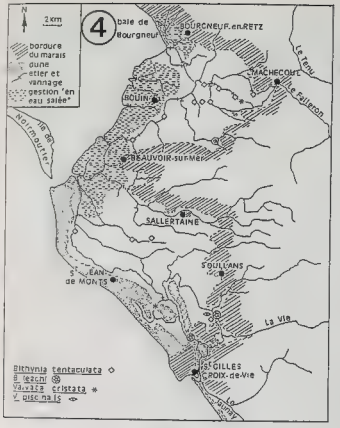
Dans les "étiers" et canaux situés à l'amont du vannage V.2, les Mollusques dulçaquicoles sont les mêmes que ceux que l'on trouve en été, avec une bonne diversité d'espèces, comparable à celle décrite ailleurs en Loire-Atlantique (LUCAS, 1972 ; MAILLARD, 1977). Il en va de même dans tous les fossés et bassins d'eau douce. Il faut cependant souligner que les effectifs sont alors très faibles, en liaison avec les cycles annuels de développement et suite à la sécheresse estivale ou automnale.

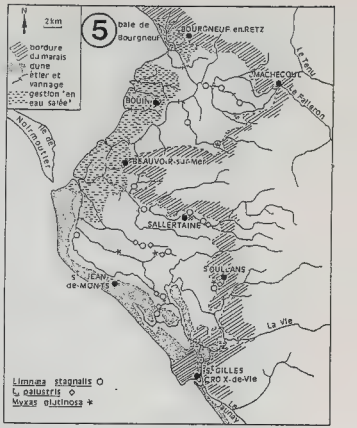
C - Distribution en période estivale

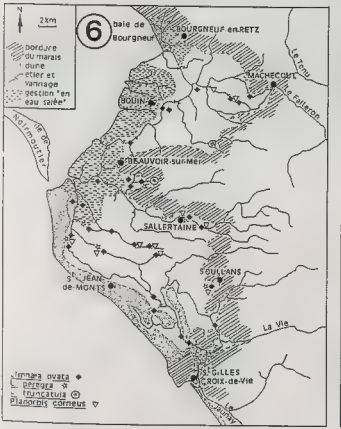
Dans le secteur intermédiaire des "étiers" (entre V.1 et V.2), l'admission d'eau marine est brutale et dès les premiers "envois de marées" la faune dulçaquicole meurt tandis que des larves peuvent être introduites avec l'eau de mer. Ainsi Mytilus edulis et Crassostrea gigas s'installent et se développent en même temps que les espèces saumâtres ayant résisté au dessalement hivernal et qui essaiment éventuellement à partir des bassins salés à l'occasion d'échanges au cours des "envois de marées". Grâce à leur profondeur et au renouvellement de leurs eaux, ces canaux présentent alors des conditions assez stables de température et de salinité.

Les bassins et fossés encore alimentés en eau salée sont souvent envasés et un herbier à Ruppia s'y développe. Il constitue, avec les algues vertes, une production végétale importante. Nous retrouvons là des milieux comparables à ceux étudiés par DO CHI (1970) dans les marais d'Olonne, le nombre d'espèces reste toujours faible. Les Gastéropodes Hydrobia ventrosa (fig. 9), H. ulvae (fig. 9), Littorina littorea et localement Haminea navicula d'une part, les Bivalves Abra ovata subrostrata (fig. 10) et Cerastoderma glaucum (fig. 11) d'autre part, caractérisent ces milieux. Leur densité est toutefois très variable. En effet, il peut y avoir localement de fortes sursalures et même un assèchement en fin d'été. Pour la malacofaune de ces eaux saumâtres, il est certain que ces bassins et fossés sont les sites principaux de reproduction et de survie hivernale.

Dans les "étiers" et canaux situés juste à l'amont de V.2 pénètre progressivement en coin un peu d'eau saumâtre. Un gradient méso-oligohalin s'établit de l'aval vers l'amont. Sa progression entraîne une sélection des espèces dulçaquicoles dont certaines résistent plus longtemps. Ainsi Physa acuta (fig. 8), Limnaea ovata (fig. 6) ou L. peregra (fig. 6) se maintiennent durablement ; P. acuta peut même prospérer. Il faut mentionner l'abondance locale d'Hydrobia jenkinsi (fig. 9), espèce apparue en Europe continentale depuis 1900 et déjà répandue en Loire-Atlantique (LUCAS, 1967).







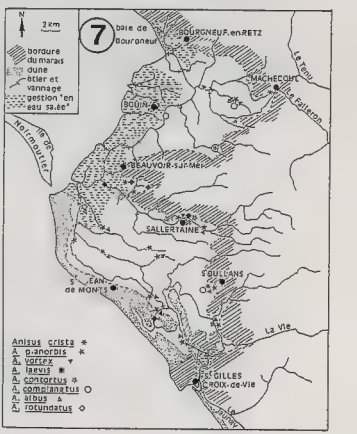


Fig. 4 à 7 - Cartes de répartitions estivales de Mollusques dans le marais breton-vendéen.

Dans le domaine limnique, là où les eaux sont douces en permanence, la diversité de la malacofaune est nettement plus élevée avec notamment de nombreux Planorbidés (fig. 7). Elle l'est d'autant plus que les substrats sont variés : vases, herbiers, blocs rocheux... Les mares et fossés subissent fréquemment un assèchement estival précédé d'une eutrophisation du milieu. La malacofaune est alors décimée. Le problème de la recolonisation se pose dans le cas de milieux isolés tels que les mares disséminées dans le marais saumâtre. Nous avons retrouvé certains Gastéropodes sous des végétaux et entre les racines pendant cette phase d'estivation. Il est possible que les profondes fentes de dessication servent aussi de refuge.

D - Quelques cas particuliers de distribution

1 - Dreissena polymorpha et les Unionidés (fig. 11)

Dreissena polymorpha ne se rencontre que dans la partie nord du marais breton-vendéen, dans les "étiers" et canaux, en eau douce ou saisonnièrement oligohaline. Sa présence est à relier à la "proximité" du bassin de la Loire. En effet, depuis une vingtaine d'années, de l'eau douce de la Loire est amenée dans ce secteur par la rivière du Tenu, près de Machecoul. Ces apports, nécessaires aux cultures maraîchères locales, permettent de maintenir le niveau de l'eau à environ + 2 m N.G.F. dans un large secteur géographique pendant la sécheresse estivale. Il est probable que l'Anodonte et l'Unio aient bénéficié de ce mode de propagation. Bien que l'Unio soit aussi présent dans la rivière du Jaunay proche de l'extrémité sud du marais, il n'a pas été retrouvé dans le marais de Monts, pas plus que l'Anodonte ou Dreissena polymorpha.

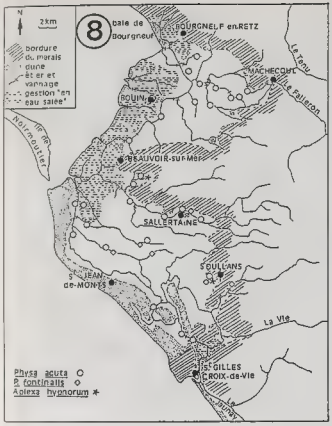
2 - Congeria cochleata (fig. 11)

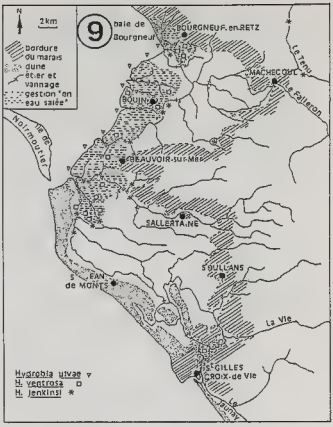
Ce bivalve nécessite des milieux lagunaires oligo-mésohalins. Sa répartition le long des côtes européennes est très discontinue et son introduction est partout liée à des interventions humaines (navigation essentiellement, MAILLARD, 1970). En bordure du littoral du Golfe de Gascogne, sa présence et sa répartition locale ont été étudiées en Brière (MAILLARD et GRUET, 1976). Sa présence est également connue du marais poitevin (TARDY, communication orale) et de l'étang du Ter, près de Lorient (GRUET, inédit). En fait, sa présence dans le marais breton-vendéen reste limitrophe et localisée à une station sur la basse Vie, la rivière du Jaunay formant une station supplémentaire, un peu plus étendue.

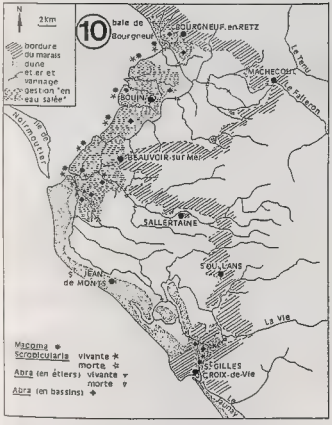
CONCLUSION

En matière de faunistique régionale, cet inventaire confirme les observations déjà réalisées en d'autres marais littoraux soumis à des "envois de marées" (DO CHI, 1970; MAILLARD et GRUET, 1976). Pour ce qui concerne le secteur salé, on pourra plus particulièrement se référer aux marais salants de Loire-Atlantique qui présentent l'avantage d'être encore en activité et qui offrent de ce fait une plus grande diversité hydrologique (HERAL et coll., 1975 ; MAILLARD et GRUET, 1980).

Les trois stocks d'espèces considérés, les Mollusques marins, euryhalins et dulçaquicoles se répartissent en fonction des caractéristiques hydrologiques des milieux. Bien que ce ne soit pas le seul facteur en cause (KROON et coll., 1985), l'amplitude des variations de salinités en une station donnée s'avère plus déterminante que la salinité moyenne annuelle. De ce fait les grands axes hydrauliques qui subissent de







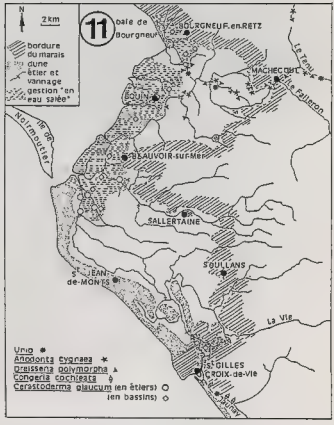


Fig. 8 à 11 - Cartes de répartitions estivales de Mollusques dans le marais breton-vendéen.

brutales variations de régimes hydrologiques, présentent une alternance saisonnière de peuplements. Seuls les canaux du domaine limnique permanent et les bassins saumâtres ou doux, moins exposés aux mouvements d'eau, peuvent abriter des peuplements plus stables.

Façonnés par l'Homme, notamment pour la saliculture, ces marais ont perdu leur vocation première et restent gérés différemment. La raréfaction des crues, le cloisonnement croissant du marais, l'abandon des anciens bassins salicoles et la brutalité des changements de gestion altèrent la richesse et la diversité des milieux aquatiques. Les peuplements malacologiques ont conservé localement leur richesse faunistique. Le nombre et la diversité des plans d'eau ayant régressé, il en résulte une mosaïque de peuplements sans doute moins structurée que dans le passé. Il faut souligner que dans les stations isolées (bassins, fossés ou mares), se pose le problème du maintien des espèces pendant les périodes d'eutrophisation et d'assèchement estival. Il faudrait étudier les modalités de résistance et de survie sur place ainsi que les possibilités de recolonisation saisonnière. L'introduction d'espèces et la progression des certains peuplements sont également ici la conséquence directe des activités humaines. Dans le marais de Machecoul, artificiellement sorti de son isolement hydrographique, les apports d'eau douce de la Loire ont permis la progression de Dreissena polymorpha, de Hydrobia jenkinsi, de l'Unio et de l'Anodonte. Au sud du marais, c'est probablement la navigation côtière qui est à l'origine de l'introduction de Congeria cochleata.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADAM, W., 1960. Mollusques. Tome I : Mollusques terrestres et dulcicoles. Faune de Belgique. Inst. Royal Sc. nat. Belgique. Bruxelles, 402 p., 163 fig., 4 pl.

BAUDET, J., GRUET, Y., MAILLARD, Y., 1987 a. Evolution historique des gestions hydrauliques dans le marais "Breton-Vendéen" : conséquences hydrologiques et biologiques. Bull. Ecol. sous presse.

BAUDET, J., BOUZILLE, J.B., GODEAU, M., GRUET, Y., MAILLARD, Y., 1987 b. Ecologie du marais breton-vendéen, étude d'une unité hydrologique. Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, n.s., 18 : 13-44.

DO CHI, T., 1970. Ecologie des étangs littoraux de la région des Sables d'Olonne. Univ. Rennes, Trav. Fac. Sci., Série Océanographie biologique, 4 : 3-113.

GERMAIN, L., 1931. Mollusques terrestres et fluviatiles. Faune de France, Office central de Faunistique, n°22, Libr. Fac. Sci. Edit., Paris, 479-897, 26 pl.

GLEMAREC, M., 1964. Le genre Abra sur les côtes atlantiques de Bretagne. Systématique et écologie. Jour. Conch., 104 : 15-28.

GRAHAM, A., 1971. British Prosobranchs. Synopses of the British Fauna (New Series), n°2. The linnean Society of London. Academic Press Edit., Londres : 112 p., 119 fig.

HERAL, M., HUSSENOT, J., et MAILLARD, Y., 1975. Les réservoirs à poissons de la presqu'île guérandaise ; aspects hydrobiologiques et techniques aquacoles. Penn ar bed, n. s., 10 (83) : 220-233.

KROON, H. de, JONG, H. de, and VERHOEVEN, J.T.A., 1985. The macrofauna distribution in brackish inland waters in relation to chlorinity and other factors. Hydrobiologia, 127 : 265-275.

LUCAS, A., 1967. Les Gastéropodes des eaux douces et saumâtres de Loire-Atlantique. Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest Fr., 64 : 2-12.

LUCAS, A., 1972. Les Mollusques aquatiques de la Brière et des eaux environnantes. Penn ar bed, n.s., 8 (71) : 400-406.

MAILLARD, Y.P., 1970. Un mollusque et un crustacé d'eau saumâtre introduits en 1933 en Grande Brière ? Cahier des Naturalistes, Bull. N.P., 26 : 89-92.

MAILLARD, Y.P., 1977. Inventaires biologiques de base et bilan hydro-écologique global de la Basse-Loire (Juillet-décembre 1976). Convention E.D.F.- Université de Nantes, réf. 3197 T : 209 p.

MAILLARD, Y.P., et GRUET, Y., 1976. Introduction à l'hydroécologie des marais saumâtres du bassin du Brivet (Loire-Atlantique). Actes 97ème Congrès nat. Soc. Savantes, Sciences, Nantes, 1972, 3 : 121-153.

MAILLARD, Y., et GRUET, Y., 1980. Marais côtiers guérandais et secteurs hydrographiques voisins : présentation faunistique et écologique. Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest Fr., supplément hors série : 241-253.

MUUS, B.J., 1967. The fauna of Danish estuaries and lagoons. Medd. Danm. Fisk Havundemoeg n.s., 5 (1) : 1-316.

TALUREAU, R., 1965. Marais de l'ouest. Les grands aménagements régionaux. Ministère de l'Agriculture. Direction Régionale du Génie Rural et de l'hydraulique agricole. Impr. Moderne, Nîmes : 181 p.

TEBBLE, N., 1966. British Bivalve Seashells. The British Museum (Natural History) Edit. Londres : 212 p., 110 fig.

THOMPSON, T.E., et BROWN, G.H., 1976. British Opisthobranch Molluscs. Synopses of the British Fauna (New Series), n°8. The Linnean Society of London. Academic press Edit., Londres : 203 p., 105 fig.

HALIOTIS, 18 (1988) : 33-41.

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES MELANOPSIS (GASTROPODA, PROSOBRANCHIA, THIARIDAE) TUNISIENS.

par

Jeanne ZAOUALI, Stéphane BAETEN

Institut National Agronomique, 43 av. Ch. Nicolle, Tunis, 1002 (Tunisie)

ABSTRACT : CONTRIBUTION TO THE STUDY OF TUNISIAN MELANOPSIS (GASTROPODA, PROSOBRANCHIA, THIARIDAE).

In this study of the Melanopsis collected from south Tunisia oases the determination made by malacologists are rewieved and reevalueted using more recent works about the North African fauna. The ecological preferences of the three species collected, Melanopsis praemorsa, M. dufourii, M. costellata, are, also, investigated and a typological analysis (CPA) of the most abondant species, M. praemorsa, is made. The results indicate clear independence of populations("insularisation") and a distribution of morphological characters based on geographical location (longitude and latitude).

RESUME :

Dans ce travail sur les Mélanopsis des oasis du sud tunisien sont passées en revue les déterminations faites par les malacologistes, celles-ci étant corrigées à la lumière des études les plus récentes sur la faune d'Afrique du Nord; sont situées les préférences écologiques des trois espèces, Melanopsis praemorsa, M. Dufourii, M. costellata, récoltées; est faite l'analyse typologique (ACP) de l'espèce polymorphe la plus fréquente et la plus abondante, M. praemorsa. Les résultats trouvés montrent une nette indépendance des populations ("insularisation") et une répartition des caractères morphologiques en fonction de la situation géographique (facteurs de longitude et de latitude).

Mots-clés: Melanopsis praemorsa, M. dufourii, M. costellata, sud tunisien, ACP, écologie.

Key words: Melanopsis praemorsa, M. dufourii, M. costellata, south Tunisia, CPA, ecology.

INTRODUCTION

Les Mélanopsis, de par leur polymorphisme, ont fortement suscité, dès la fin du siècle dernier, l'attention des malacologistes. Les observations faites dans le cadre tunisien restent, cependant, à la fois fragmentaires et confuses. Aussi, essayerons-nous, dans ce travail portant sur des récoltes malacologiques effectuées sur l'ensemble du réseau hydrographique de la zone des chotts tunisiens, d'une part, de réactualiser nos connaissances de nomenclature , et, d'autre part, de les mettre en parallèle avec les données écologiques recueillies.

1. HISTORIQUE DES TRAVAUX FAITS EN TUNISIE:

1.1. Dans une première étape les malacologistes se fixèrent la tâche de décrire les nombreuses formes rencontrées, et, se faisant, attribuèrent à chacune d'elles un nom spécifique. La première citation tunisienne est faite par BOURGUIGNAT (1868) qui indique la présence de Melanopsis maroccana sans cependant spécifier la provenance de son échantillon. En 1887, LETOURNEUX et BOURGUIGNAT, dont on sait la propension à pulvériser les espèces , découvrent 21 espèces de Mélanopsis réparties sur l'ensemble du sud tunisien. Quelques années plus tard, PALLARY(1923), reprenant leurs travaux réduit ce nombre à 11 mais en introduit de nouvelles!

1.2. Dans une seconde étape la nomenclature fait place à l'écologie. GAUTHIER en 1928, ne mentionne qu'une seule espèce, M. latastesi, qu'il a récoltée à Gabès. SEURAT en 1949 reprend

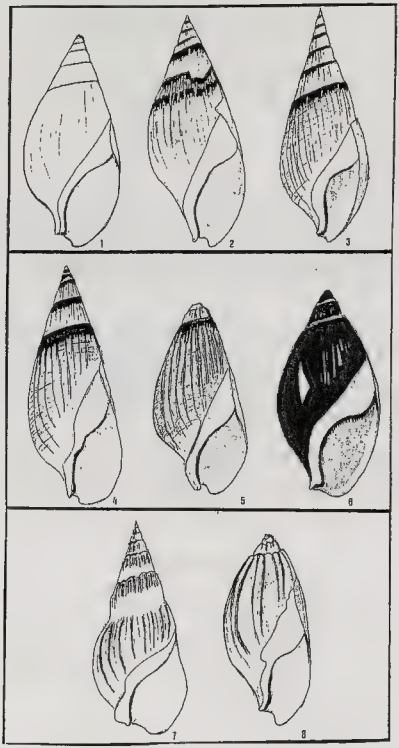


Figure 1: Melanopsis praemorsa; 1- oued el Akarit (x4), 2- Chenini (x4,8), 3- Kebili (x3,8), 4- Nefta (x4,8), 5- Tozeur (x4,8), 6- Gafsa (x5)
Melanopsis dufourii; 7- Aïn el Atrous (x2,7)
Melanopsis costellata; 8- Tozeur (x4,1)

l'exploration de la faune des eaux continentales du sud tunisien et décrit avec précision l'environnement des échantillons récoltés; le contexte de la chimie des eaux reste, cependant, négligé. Il n'identifie plus que huit espèces, toutes ont déja été citées.

2. REVISION TAXONOMIQUE:

Devant l'"inexprimable chaos" (Pérès, 1945) des déterminations spécifiques faites par les auteurs du XIXème siècle, des essais de classification taxonomique ont été entrepris. Bien qu'ils ne concernent pas directement la faune tunisienne, leur portée, très large, nous permet de les utiliser avec fruit.

Pérès (1939,1945) reprenant l'ensemble des collections de Mélanopsis au niveau marocain et à un niveau plus général en s'appuyant sur les travaux faits par Germain en Syrie, montre que la diversité des formes, souvent apparentées, peut être réduite à huit grands ensembles. Toutefois, cette étude faite, en grande partie, sur des spécimens conservés au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, ne comporte, en conséquence, que très peu d'indications d'ordre écologique.

En 1969, Chevallier reprenant les travaux de Pérès ne garde que trois espèces: Melanopsis praemorsa, M. costellata et M. dufourii, assimilant cette dernière à M. tingitana, et en donne la répartition (espèces sub-fossiles et actuelles) à l'échelle du Sahara (sensu lato).Il montre l'existence de trois provinces qui se chevauchent plus ou moins largement: province occidentale (Maroc) avec la coexistence des trois formes, province centro-méridionale (Algérie) avec la nette prédominance de M. dufourii, province septentrionale (Mzab et grands chotts tunisiens et algériens) avec la dominance de M. praemorsa.

En définitive,la confrontation des observations de Pérès (1945) et de Chevallier (1969) montre qu'il existe chez les Mélanopsis, d'une part, pour la forme (allure générale des coquilles) une tendance plus ou moins nette à la costulation, très discrète chez M. praemorsa, plus forte chez M. dufourii, très forte chez M. costellata, et, d'autre part,pour le mode (taille moyenne de l'espèce) des variations qui semblent influencées par l'environnement.

L'adoption des conclusions de Chevallier nous ont permis, en conséquence, de confirmer pour la faune tunisienne la présence exclusive des trois espèces qu'il a identifiées avec les diagnoses suivantes(fig.1):

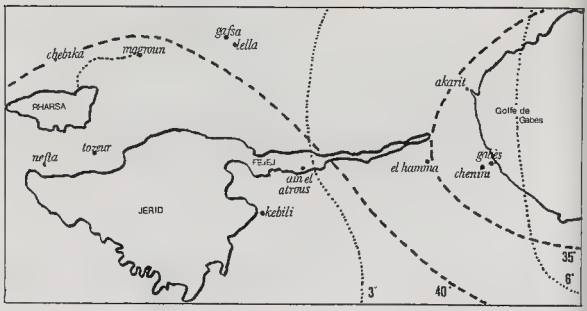
Melanopsis praemorsa Linné: espèce régulièrement conique, à coquille lisse avec une tendance plus ou moins forte au plissement ou à la striation, de forme diverse et de coloration variée.

Melanopsis costellata Ferussac: espèce à spire brève ou moyenne, plus ou moins fortement tronquée par érosion de l'apex, à coquille ornée de côtes verticales plus ou moins fortes, à tours de spire étagés avec un dernier tour de grande taille présentant plus de dix côtes.

Melanopsis dufourii Ferussac: espèce dont la coquille est caractérisée à son dernier tour par la présence d'un bourrelet infrasutural plus ou moins marqué, suivi d'une dépression spirale, par une columelle calleuse et par une spire plus ou moins élevée.

3. LIEUX DE RECOLTE:

Douze stations ont été explorées (carte 1). ce sont, en allant d'est en ouest, du golfe de Gabès à la frontière algérienne, les oueds el Akarit (st.a, partie aval et st. b, partie amont), de Chenini et El Hamma (st. a, partie amont et st. b, partie aval), Aïn el Atrous, de Kebili, Lella, Gafsa, Magroun (oued el Melah), de Tozeur et Nefta 'oued el Kantara).



Carte 1: Tunisie méridionale; stations des récoltes malacologiques; courbes isothermiques estivales(grands tirets) et hivernales(petits tirets)

3.1. Caractères physico-chimiques des eaux: tous les prélèvements ont été faits au mois de janvier dans des eaux courantes, à l'exception d'Aïn el Atrous, station sub-fossile corres pondant à une source, à l'heure actuelle, tarie. Ont été pris en compte les paramètres su vants: température de l'air(TAIR), température del'eau(TEAU), conductivité(CE), oxygène di sout(OD), chlorures(C), turbidité(T), dureté calcique(DC), magnésienne(DM), totale(DT), c cium(CA), magnésium(MG), sodium(NA), potassium(K), nitrates(NO3), pH(PH). L'ensemble de ce données a été réuni dans un tableau de contingence à 11 lignes (descripteurs= stations) et colonnes (observations= paramètres physico-chimiques) en vue d'une analyse en composantes principales (ACP). *

3.2. Résultats de l'analyse en composantes principales (fig.2): les différents descripteur contribuent pour 67% à la formation de l'axe 1 et 17,5% à celle de l'axe 2. En d'autres te mes, la plus grande partie de l'information est fournie par le premier axe. Celle-ci est h tement significative, avec un pourcentage d'explication nettement supérieur à celui obtenu par la méthode du "bâton brisé", soit 27,45%.

3.2.1. Caractérisation des axes: le premier axe est un axe "thermique"; on enregistre, en effet, une dichotomie nette entre stations"froides" (partie droite du graphe) et stati ons d'eaux thermales (partie gauche). A cet axe thermique se superpose, en sens inverse, u axe influencé par la dureté totale des eaux liée à des fortes teneurs en sodium et en potas sium. L'axe 2 fournissant une part d'information beaucoup plus faible est, en conséquence, plus difficile à interpréter. Il semble, cependant, permettre une partition des oueds en deux groupes sur la base, notamment, des teneurs des eaux en nitrates (pollution) et sur l taux de turbidité (partie basse du graphe).

La répartition des stations montre un regroupement longitudinal net; à gauche, statio occidentales, à droite, stations orientales. L'oued Magroun dont les caractères physico-ch

miques sont nettement différents de ceux des autres oueds (eaux fortement magnésiennes) fait, cependant, exception.

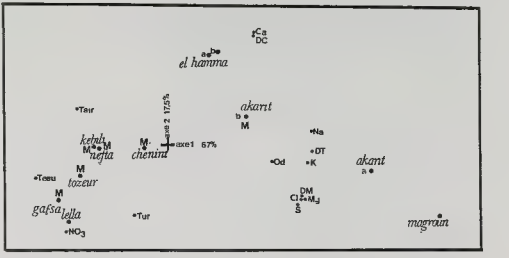


Fig.2: A.C.P. stations-paramètres physico-chimiques des eaux. M= stations abritant des Mélanopsis.

4. RELATIONS ENTRE LES STATIONS ET LEURS PEUPLEMENTS MALACOLOGIQUES:

Deux groupes sont mis en évidence:

- Stations n'abritant pas de Mélanopsis; ce sont les oueds Magroun et El Hamma, stations d'eau fraiche, de dureté forte à moyenne; l'oued Lella, caractérisé par un fort taux de pollution et la station a de l'oued el Akarit, zone d'estuaire.

- Stations abritant des Mélanopsis: ce sont des oueds d'eau thermale ou de température tamponnée par la proximité littorale, de dureté faible à très faible (salinité inférieure à 5°/°°).

La mise en parallèle des peuplements et de la position des stations sur le graphe de l' ACP montre que les oueds n'abritant pas de Mélanopsis sont les plus éloignés du centre du graphe (stations influencées par des caractères chimiques fortement marqués).

5. ETUDE DES MELANOPSIS:

5.I. Description des échantillons récoltés (fig.1): elle est faite en tenant compte de la typologie établie par Pérès (1939,1945):modès minor, normalis, major et formes curta, normalis, elongata, et, en nous reportant pour les mensurations aux figurations données par cet auteur.

- Modes: nous considérons comme appartenant au groupe"major" les coquilles de taille supérieure à 25mm (taille maximale pour l'ensemble d'une population), comme "normalis" celles dont la hauteur est comprise entre 15 et 25mm et comme "minor" celles dont la hauteur est inférieure à 15mm.

- Formes: sont "curta" les coquilles ayant un indice H/L voisin ou inférieur à 2, "normalis" H/L compris entre 2 et 2,6, "elongata" H/L supérieur à 2,6.

5.1.1. Station de l'oued el Akarit (source littorale se jetant dans un estuaire au nord de la ville de Gabès):

Aspect général des coquilles: forme régulièrement conique, apex très érodé (individus adultes), stries de croissance peu marquées, 6 tours de spire. H= 16mm, mode normalis. L=7,5

mm, H/L= 2, forme curta. Coloration brun clair.

Diagnose: Melanopsis praemorsa, normalis, curta (fig.1-1)

5.1.2. Station de Chenini (oasis située à l'ouest de la ville de Gabès):

Aspect général des coquilles: test régulièrment conique, lisse, apex plus ou moins éro dé, stries de croissance peu marquées, 7 tours de spire. H= 15mm, mode normalis. L= 6mm, H/L 2,3, forme normalis. Coloration de deux types, noir (peu fréquent) et beige foncé avec bande sombre au milieu du dernier tour.

Diagnose: M. praemorsa, normalis, normalis (fig.1-2)

5.1.3. Station d'Ain el Atrous (zone cnetre sud du chott el Fejej, source à l'heure act. elle tarie):

Aspect général des coquilles: test régulièrement conique, le dernier tour étant légèrement concave dans sa partie supérieure (bourrelet infrasutural avec dépression spirale), coquille lisse, apex aigu, stries de croissance marquées avec tendance à la costulation dans la dernière partie du dernier tour, spire assez élevée, 8 tours de spire. H= 24mm, L= 10mm, H/L 2,4. Coloration beige, plus foncée dans la partie supérieure des tours de spire.

Diagnose: Melanopsis dufourii(fig.1-7).

5.1.4. Station de Kebili (rive sud-est du chott el Jerid, point le plus méridional):

Aspect général des coquilles: test régulièrement conique, lisse, apex aigu, stries de croissance assez marquées, treillissage du dernier tour, 8 tours des spire. H=19mm (adultes, il y a de très nombreux juvéniles), mode normalis; L= 6,9mm; H/L= 2,7, forme elongata. Coloration beige plus ou moins foncé avec bande sombre à la partie supérieure des tours.

Diagnose: M. praemorsa, normalis, elongata.(fig. 1-3)

5.1.5. Station de l'oued Gafsa (zone nord):

Aspect général des coquilles: test régulièrement conique, lisse, apex érodé, stries de croissance faibles, dernier tour de spire légèrement treillissé, 5 tours de spire. H=13mm, mode minor; L= 6,5mm; H/L= 2, forme curta. Coloration noir brillant, cal ombilical très blanc.

Diagnose: M.praemorsa, minor, curta (fig. 1-6).

5.1.6. Station de Tozeur (partie nord-ouest du chott el Jerid):

Aspect général des coquilles: c'est la seule station où l'on enregistre un net polymorphisme des coquilles qui peuvent être réparties en trois lots.

-1° lot: coquille régulièrement conique, apex plus ou moins fortement corrodé, stries de croissance assez marquées, 4 à 5 tours de spire, le dernier étant légèrement treillissé. H= 12mm, mode minor; L= 5mm; H/L= 2,4, forme normalis. Coloration brun plus ou moins foncé avec striation verticale vert glauque.

Diagnose: M. praemorsa, minor, normalis (fig. 1-5) 68% de la population.

-2° lot: coquille conique, apex plus ou moins corrodé, dernier tour légèrement déprimé dans sa partie supérieure, très légèrement costulé, 8 tours de spire. H= 15mm; L= 6mm. Coloration chatain clair à foncé.

Diagnose: Melanopsis dufourii, 30% de la population.

-3° lot: coquille à tours étagés et fortement costulés avec 10 côtes plus ou moins fortes sur le dernier tour, apex très corrodé, 3 à 4 tours de spire. H=14mm; L= 6,5mm. Coloration beige à noire.

Diagnose: Melanopsis costellata (fig. 1-8), 2% de la population.

5.1.7. Station de Nefta (oasis située au sud de Tozeur):

Aspect général des coquilles: test régulièrement conique, apex légèrement érodé, stries de croissance marquées, treillissage du dernier tour, 6 tours de spire. H= 15mm, mode minor; L= 6,5mm, H/L= 2,3, forme normalis. Coloration chatain à brun, dans tous les cas la partie haute des tours de spire est plus foncée.

Diagnose: M. praemorsa, minor, normalis (fig. 1-4)

L'ensemble des espèces récoltées correspond, sous des formes et des modes divers, aux trois espèces individualisées par Chevallier (1969): M. praemorsa, costellata et dufourii, cette dernière pouvant donc être considérée comme actuelle, à l'inverse de ce que pense cet auteur. La dominance nette de M. praemorsa dans nos récoltes, confirme, par ailleurs, la distribution spécifique faite par cet auteur pour la Tunisie.

Du point de vue écologique, si nous nous reportons aux résultats trouvés lors de l'étude des caractères physico-chimiques des eaux des stations de prélèvement, il est possible de dire que les Mélanopsis évitent les eaux dures et très polluées, colonisent de façon préférentielle les eaux thermales, peu turbides, ayant une teneur équilibrée en calcium et magnésium et une salinité inférieure à 5°/°° (partie centrale du graphe de l'A.C.P., fig.2)

Kristensen (1985) dans sa revue des Gastéropodes des eaux continentales de l'Afrique du Nord met en évidence la présence de trois espèces: M. praemorsa, cariosus (=costellata?) et scalaris (= dufourii?) et cite les deux premières espèces pour la Tunisie; M. praemorsa coloniserait, selon lui, les eaux courantes alors que M. cariosus préferait les eaux stagnantes. La coexistence de ces deux Mélanopsis dans les eaux des séguias de Tozeur semblerait, toutefois, infirmer cette observation.

6. ETUDE DE MELANOPSIS PRAEMORSA:

Le net polymorphisme de Melanopsis praemorsa montre une hétérogénéité des populations identifiées. Afin de mettre en évidence ce degré d'hétérogénéité, nous les étudierons par le biais d'une analyse en composantes principales. Pour ce faire , seront prises en compte les populations (individus= points lignes) et les observations suivantes (variables= points colonnes) : coloration (1), stries de croissance (2), mode (3), forme (4), nombre de tours de spire (5), treillissage (6), érosion de l'apex (7), présence d'une bande sombre (8). Ces données sont codées quantativement.

L'A.C.P. (fig.3) montre que l'information fournie par les deux premiers axes est respectivement de 55 et 32%, valeurs hautement significatives si l'on considère que les pourcentages correspondants du "bâton brisé" sont de 45,67 et 25,67%. Les variables qui contribuent le plus fortement à la formation du premier axe sont l'érosion de l'apex et la coloration sombre de la coquille (partie droite du graphe) et la présence d'une bande sombre (partie gauche). Le deuxième axe, quant à lui, est essentiellement décrit par le mode (normalis, partie haute du graphe) et la présence de stries de croissance et d'un treillissage du test (partie basse).

La dispersion des stations sur le graphe indique que les populations sont nettement indépendantes. En d'autres termes, il est possible de penser qu'il existe au niveau des peuplements des stations explorées, une sorte d'endémisme "insulaire" (oasis séparées par une "mer" de sable aride). Cet endémisme serait, entre autres, confirmé par la présence isolée de trois

espèces dans l'oasis de Tozeur alors qu'elles ne sont pas retrouvées ailleurs et notamment dans l'oasis de Nefta qui l'avoisine.

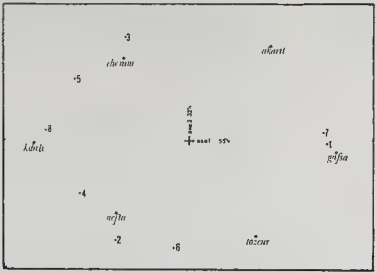


Fig.3: A.C.P. stations et aspect des coquilles de Melanopsis praemorsa.

L'indépendance observée entre les stations peut, cependant, être nuancée, en effet, l'étude de leur position respective sur le graphe permet de faire des regroupements qui semblent terressants car ils correspondent à une logique éco-géographique . L'axe 2 montre une nette partition des populations en deux groupes, partie haute du graphe, stations orientales littor les (oasis de Chenini et oued el Akarit), partie basse, stations occidentales les plus continentales (oasis de Nefta et de Tozeur). Ces deux groupes sont opposés par les caractères suivant groupe est, non treillissage des tests, groupe ouest, tendance à la costulation (fortes strie de croissance). La "continentalisation" semblerait, en conséquence, jouer un rôle dans le renforcement de la matrice calcaire es coquilles (treillissage) alors que les écarts annuels des températures (les stations de la partie ouest sont, en effet, situées dans une zone de forts écarts thermiques avec une température estivale supérieure à 40° et une température hivernale inférieure à 3°C), bien que tamponnés par les eaux thermales, induiraient des arrêts de croissance suffisamment nets pour être marqués par des stries.

Les oasis de Gafsa (station la plus septentrionale) et de Kebili (station la plus méridionale) sont, quant à elles, situées de part et d'autre de l'axe 1. Elles correspondent à des milieux de "continentalisation" moyenne (Gafsa) et d'influence littorale moyenne (Kebili). La répartition des stations au niveau de l'axe 1 obéit donc, de même que celle au niveau de l'axe à une certaine logique éco-géographique avec, toutefois, un caractère dichotomique moins accu Ces deux populations sont opposées par les caractères suivants: partie nord, apex très corrod partie sud, test de forme elongata.

En définitive, l'aspect morphologique des coquilles des différentes populations étudiées semble être directement lié à leur position géographique, c'est à dire aux facteurs physiques de leur environnement. La mélanisation plus ou moins poussée des coquilles, quant à elle, serai liée aux facteurs chimiques et serait, probablement, à mettre en relation avec le taux d'oxygé nation du milieu.

CONCLUSION:

La mise en parallèle des populations de Mélanopsis du sud tunisien avec leurs conditions d'environnement permet de constater que lesMélanopsis sont toujours présents dans les eaux courantes, claires, peu salées, équilibrées aussi bien du point de vue ionique que thermique. Les récoltes faites confirment celles effectuées par les anciens auteurs, qui, sous une nomenclature très diversifiée, ont mis en évidence la dominance de l'espèce polymorphe Melanopsis praemorsa.

L'existence d'un phénomène d'"insularisation" est nettement montrée, d'une part, par l'étude de la répartition des stations de prélèvement dans l'espace normé de l'analyse en composantes principales faite sur l'aspect des coquilles de Mélanopsis, et, d'autre part, par la position privilégiée des oueds de l'oasis de Tozeur, qui, seuls, renferment une faune de Mélanopsis plurispécifique. On pourrait, en conséquence, penser que, celle-ci est en partie relicte, notamment au niveau de l'espèce costellata dont le pourcentage est particulièrement faible.

REMERCIEMENTS: nous remercions Monsieur M.Boumaïza pour les récoltes, les observations et les analyses qu'il a faites et qu'il a bien voulu nous communiquer.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES:

BOURGUIGNAT,J.R., 1868-Histoire malacologique de la Régence de Tunis, 36p.

CHEVALLIER, H., 1969- Mollusques sub-fossiles récoltés par Monsieur Henri Lhote dans le sud oranais et le Sahara. Bull. Mus. Hist. Nat., 2°s, 41(1), 266-294.

GAUTHIER,H., 1928- Recherche sur la faune des eaux continentales d'eau douce de l'Algérie et de la Tunisie, Alger. 419p.

KRISTENSEN, T.K., 1985- Guide pratique des Gastéropodes d'eau douce africains: 7-Espèces présentes en Afrique du Nord-ouest. Danish Bilharz. Lab., 21p.

LETOURNEUX, A., BOURGUIGNAT, J.R., 1887- Prodrome de la malacologie terrestre et fluviatile de la Tunisie. Alger. 166p.

PALLARY, P., 1923- Faune malacologique des eaux douces de Tunisie. Arch. Inst. Pasteur Af.N. 22-46.

PERES,J.M., 1939- Contribution à l'étude des Mélanopsis du Maroc. Jour. Conch., 83, 129-162.

PERES,J.M., 1945- Contribution à l'étude du genre Melanopsis. Jour. Conch.,86, 109-174.

SEURAT,L.G., 1949- Faune des eaux continentales de la Tunisie: eaux souterraines. Arch. Inst. Pasteur, Tunis. 31 (3-4), 311-335.

HALIOTIS, 18 (1988) : 43-54.

LA MALACOFAUNE TERRESTRE DE L'ILE DE CORSE: HISTORIQUE ET INVENTAIRE ACTUALISE.

par

Guy REAL* et Anne-Marie REAL-TESTUD**

* Institut Universitaire de Biologie Marine, 2 rue du Professeur Jolyet 33120 Arcachon.

** Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie, 55 rue de Buffon, 75005 Paris.

ABSTRACT: THE TERRESTRIAL MALACOFAUNA OF THE ISLAND CORSICA: HISTORIC AND INVENTORY

The following note makes a short but indispensable survey of earlier literature dealing with the area , demonstrating how difficult it is to identify the species mentioned in the earlier works. CAZIOT (1902) listed as many as 198 species. Problems also arise because of endemism and the origin of islands, and because of taxonomic uncertainty regarding some taxa belonging to a few families of the Mediterranean region.

It gives the first results of an investigation which has been carried on since 1980. Almost 600 samples have been collected, showing the actual presence in the existing fauna of 89 valid species, of which material is kept in collection.

The total list has 135 species.

RESUME:

Cette note retrace un historique nécessaire et succinct des publications anciennes concernant cette région et démontre la complexité d'identification des recensements antérieurs. CAZIOT (1902) ne dénombrait pas moins de 198 espèces. Les problèmes sont également liés à l'endémisme et à l'origine des îles et à des lacunes d'ordre systématique pour certains taxons de quelques familles concernant les espèces de la région méditerranéenne.

Elle apporte les premiers résultats d'une prospection en cours commencée en 1980 avec près de 600 prélèvements et prouve la présence effective et actuelle de 89 espèces valides avec matériel en collection.

La liste totale comporte 135 espèces.

Mots clés: Corse - espèce relicte - espèce protégée - inventaire faunistique - micromollusques - endémisme - bibliographie régionale.

Key words: Corsica - relict species - protected species - faunistical inventory - micromollusca - endemism - regional bibliography..

INTRODUCTION:

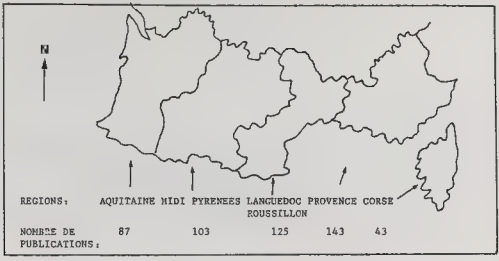
Etant intéressés depuis quelques années par la répartition et la biogéographie des espèces continentales et ayant publié sur les espèces protégées en France, nous nous sommes aperçus très rapidement que la faune malacologique terrestre de Corse n'était pas connue par des données récentes et ce sujet nous intéressa particulièrement.

Au siècle dernier et au début de celui-ci beaucoup de naturalistes publiaient sur la malacofaune terrestre. Mais dès le début de ce siècle s'amorçat un certain désintérêt qui s'accéléra à partir de 1930. Tant et si bien que dans beaucoup de régions on se trouve ne connaître la situation de la composition malacologique que par des données anciennes et c'est le cas de la Corse.

Or actuellement un certain regain, particulièrement encourageant, se fait jour car il est orienté par des méthodes plus rationnelles et en même temps des mises à jour ou même des révisions sont faites par des spécialistes.

HISTORIQUE ET CONSTAT DE L'INFORMATION BIBLIOGRAPHIQUE SUR LA CORSE:

Dans l'ouvrage concernant la bibliographie des inventaires faunistiques de France, BOUCHET et HEROS (1981), la carte schématique des cinq régions les plus au Sud de la France démontre que c'est la région Corse qui est la plus pauvre en nombre de publications. Ces quarante trois travaux sont tous indiqués dans les références bibliographiques.



Sur le tableau de la page suivante nous avons présenté, sous une forme condensée, la littérature concernant la Corse. Ainsi, nous avons regroupé la petite cinquantaine de publications que nous avons divisées en cinq thèmes principaux:
- espèces nouvelles - répartitions - fossiles - limaciens - catalogues -

Nous voulions, en même temps, mettre en relief, par un tableau chronologique, l'arrêt des publications de 1930 à 1980, c'est à dire durant plus de cinquante années, il n'y eut pas de publication sur la Malacofaune corse, si ce n'est l'annonce d'une espèce nouvelle, créée par BOETTGER, en 1949, et sept lignes de NICOLI (1948) sur la récolte d'un exemplaire de Tacheocampylaea.

LOCALISATION DES PRINCIPALES COLLECTIONS:

(1) PAYRAUDEAU: Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris.
(2) SHUTTLEWORTH: Naturhistorischen Museum, Bern.
(3) REQUIEN: Musée Requien, Avignon.
(4) LOCARD: Musée d'Histoire Naturelle, Lyon.
(5) DEBEAUX: Musée d'Histoire Naturelle, Lyon.
(6) MABILLE: Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.
(7) HAGENMULLER: Musée d'Histoire Naturelle, Marseille.
(8) POLLONERA: Musée de Turin.
(9) SIMROTH: Senckenberg Museum, Frankfurt.
(10) CAZIOT: Musée d'Histoire Naturelle, Nice.
(11) GERMAIN: Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.
(12) BUTTNER: Museum für Naturkunde, Berlin.
(13) BOETTGER: Senckenberg Museum, Frankfurt.
(14) HOLYOAK: University Nottingham.
(15) GIUSTI: Istituto Zoologia, Siena.

Les numéros entre parenthèses sur le tableau de la page suivante correspondent aux localisations des collections.

CHRONOLOGIE DES PUBLICATIONS SUR LA MALACOFAUNE TERRESTRE DE LA CORSE

	ESPECES NOUVELLES	REPARTITIONS	FOSSILES	LIMACIENS	CATALOGUES
1990	GIUSTI et MANGANELLI (sous presse)	1985 HOLYOAK, GIUSTI, MANGANELLI 1984 GITTENBERGER 1983 REAL et REAL 1983 GIUTI et CASTAGNOLO(15) 1981 BARTOLOME		1983 HOLYOAK(14)	1983 REAL et REAL 1983 HOLYOAK (14)
1980					
50 ans	1949 BOETTGER (13)	1948 NICOLI			
1930		1930 GERMAIN(11) 1926 BUTTNER(12) 1925 GERMAIN(11)		1930 GERMAIN(11) 1926 HOFFMANN	1930 GERMAIN (11)
1920		1917 CAZIOT(10) 1916(10)			
1910		1908 CAZIOT(10)	1911 CAZIOT(10)		
	1902 CAZIOT (10)	1905-1906 CAZIOT(10) 1903-1904 CAZIOT(10) 1901-1902 CAZIOT(10)		1902 CAZIOT(10)	1902 CAZIOT (10)
1900				1900 SIMROTH(9)	
	1896 POLLONERA (8)			1896 POLLONERA (8)	
1890					
	1888 SIMROTH 1882 PAULUCCI 1881 MABILLE(6) 1880 MABILLE(6)	1888 HAGENMULLER(7)			1888 HAGEN-MULLER(7)
1880		1878 PAULUCCI	1873 LOCARD(4)		1876 PAULUCCI 1873 LOCARD(4)
1870	1868-1869 RAMBUR 1867-1877 MABILLE(6) 1867 DUTAILLY 1867 DEBEAUX(5)	1869 MABILLE(6) 1864 AUCAPITAINE		1868 MABILLE(6)	
	1863-1868 BOURGUIGNAT				
1860		1855 GRATELOUP 1851 LOCARD(4)		1855 GRATELOUP	
	1852 SHUTTLEWORTH(2)	1851 St SIMON 1851 LECOQ			
1850		1843 SHUTTLEWORTH (2)			1848 REQUIEN 1843 SPUTTLE-WORTH(2)
	1826 PAYRAUDEAU(1)				1826 PAYRAUDEAU

INVENTAIRE ACTUALISE DE LA MALACOFAUNE TERRESTRE DE CORSE:

La classification systématique retenue pour l'inventaire actualisé de la malacofaune terrestre de Corse est celle adoptée par KERNEY, CAMERON et JUNGBLUTH (1983).

Dans la liste faunistique présentée, en plus des espèces récoltées récemment (depuis 1980), nous indiquons des espèces citées comme ayant fait partie de la faune de Corse, pouvant ne pas avoir été récoltées récemment et dont le statut taxonomique est validement reconnu.

L'ouvrage de CAZIOT (1902) reste celui qui est le plus développé sur l'inventaire. Il comportait 354 pages et dénombrait 198 espèces. Plusieurs de ces espèces étaient nouvelles pour la Science et certaines d'entre elles avaient des descriptions insuffisantes, sans illustration. Nous avons éliminé de cette liste des noms spécifiques douteux.

MATERIEL ET METHODES:

Nous avons à ce jour effectué douze déplacements sur le terrain, de 1980 à 1987, correspondant à 597 prélèvements (y compris des récoltes faites par des collègues).

Une partie de nos prélèvements a été consacrée aux îlots satellites de la Corse.

Nous avons ajouté les 35 récoltes d'HOLYOAK, résultats de deux missions effectuées en 1977 et publiées en 1983, dont il nous a communiqué les fiches de récoltes.

Avec la carte ci-après nous détaillons les régions prospectées à chaque mission, ainsi que la période de l'année où nous avons récolté.

Est-il nécessaire de rappeler que le moyen le plus facile, si ce n'est le seul, pour une prospection sur un vaste territoire est l'utilisation des routes d'accès? Nous nous trouvons, en milieu accidenté, particulièrement astreints à leurs tracés et ceci au détriment du quadrillage qui serait souhaitable.

Les différents types de maquis sont extrêmement pauvres en Mollusques, aussi bien en espèces qu'en individus.

Le milieu rudéral semble être plus riche en espèces ; ceci vaut également pour des terrains ne correspondant plus à des milieux naturels suffisamment typiques ou étendus.

Le nombre d'espèces en milieu calcaire est très réduit, mais elles y sont très abondantes en nombre d'individus, tandis qu'en milieu non calcaire il y a un plus grand nombre d'espèces représentées par un petit nombre d'individus.

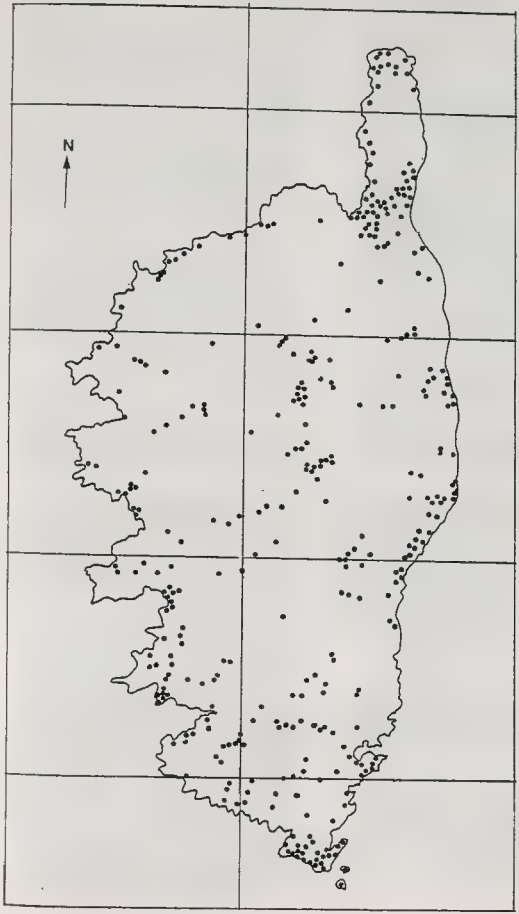
La totalité des prélèvements n'est pas absolument standard: évolution dans la prospection au cours des différents déplacements, temps de recherche consacré, équidistance entre les prélèvements, choix des points de récolte, problème d'accès, période de prospection d'où découlent des variations climatiques: sécheresse ou pluie, variations de température.

Pour beaucoup de prélèvements, il faut un effort de prospection de plus d'une heure

Nous avons désiré avant tout avoir une distribution de points la plus étendue possible géographiquement sur l'ensemble du territoire, en vue de dresser une carte de distribution spécifique spatiale la plus complète possible.

Ce projet de recherche a été enregistré, en 1985, dans le cadre des programmes d'Inventaires des Invertébrés par le Secrétariat Faune et Flore, pour le compte du Ministère de l'Environnement.

RECAPITULATIF DES REGIONS PROSPECTEES



-Août 1980: Ajaccio, Corte, Bastia, Bonifacio.
-Avril 1981: Ajaccio, Bastia, Calvi.
-Juin 1982: Ajaccio, Corte, Aléria, Bonifacio, Porto-Vecchio.
-Juin 1983: Ajaccio, Corte, Bastia, Cap Corse.
-Mai 1984: Ajaccio, Corte, Calvi, St Florent, Bastia, Cap Corse.
-Octobre 1984: Ajaccio, Corte, Bonifacio.
-Juin 1985: Ajaccio, Calvi, Zicavo, Bonifacio.
-Octobre 1985: Bastia, Aléria, Castagniccia.
-Juin 1986: Ajaccio, Bonifacio, Aléria, Porto-Vecchio, Bastia, Zicavo, Vizzavona.
-Février 1987: Corte.
-Juin 1987: Ajaccio, Corte, Galéria, îlots en face de Scandola, îles Cerbicales, îles Lavezzi.
-Octobre 1987: Bastia, Aléria, Cap Corse.

PROSOBRANCHES - MESOGASTROPODES

CYCLOPHORIDAE:

Cochlostoma cyrniacum (Mabille,1869) (2) (3)

POMATIASIDAE:

Pomatias elegans (Müller,1774) (1)
Pomatias sulcatus (Draparnaud,1801)

PULMONES - BASOMMATOPHORES

ELLOBIIDAE:

Ovatella myosotis (Draparnaud,1801) (1)
Ovatella firmini (Payraudeau,1826) (4)
Leucophytia micheli (Mittre,1842)
Carychium minimum Müller,1774 (1)
Carychium tridentatum (Risso,1826) (1)

PULMONES - STYLOMMATOPHORES

SUCCINEIDAE::

Oxyloma elegans (Risso,1826) (1)

COCHLICOPIDAE:

Cochlicopa lubrica (Müller,1774) (1)
Azeca remyi Boettger,1949 (2)

PYRAMIDULIDAE:

Pyramidula rupestris (Draparnaud,1801)

VERTIGINIDAE:

Columella aspera Waldén,1966 (1)
Truncatellina cylindrica (Férussac,1807) (1)
Vertigo antivertigo (Draparnaud,1801) (1)
Vertigo pygmaea (Draparnaud,1801)

CHONDRINIDAE:

Granopupa granum (Draparnaud,1801 (1)
Solatopupa similis (Bruguière,1792) (1) (5)
Granaria variabilis (Draparnaud,1801) (1) (6)

PUPILLIDAE:

Pupilla muscorum (Linné,1758) (7)
Lauria cylindracea (da Costa,1778) (1)
Lauria sempronii (Charpentier,1837) (1)

VALLONIIDAE:

Vallonia pulchella (Müller,1774) (1)
Vallonia costata (Müller,1774) (1) (8)
Acanthinula aculeata (Müller,1774) (1)

ENIDAE:

Ena obscura (Müller,1774) (1)
Chondrula tridens (Müller,1774) (1)
Jaminia quadridens (Müller,1774) (1)

ENDODONTIDAE:

Toltecia pusilla (Lowe,1831) (1)
Punctum pygmaeum (Draparnaud,1801) (1)
Discus rotundatus (Müller,1774) (1) (9)
Discus perspectivus (Muhlfeld,1816)

ARIONIDAE:

Arion ater (Linné,1758) (1)

VITRINIDAE: (10)

Vitrina pellucida (Müller,1774) (1)
Phenacolimax annularis (Studer,1820)

ZONITIDAE: (11)

Vitrea diaphana (Studer,1820)
Vitrea crystallina (Müller,1774)
Vitrea contracta (Westerlund,1871) (1)
Vitrea subrimata (Reinhardt,1871) (1)
Hyalinia libysonis Paulucci,1882
Aegopinella pura (Alder,1830) (1)
Aegopinella nitens (Michaud,1831)
Oxychilus alliarius (Miller,1822)
Oxychilus blauneri (Shuttleworth,1843)
Oxychilus cellarius (Müller,1774)
Oxychilus clarus (Held,1837) (1)
Oxychilus draparnaudi (Beck,1837) (1)
Oxychilus glaber (Rossmässler,1835)
Oxychilus hydatinus (Rossmässler,1838) (1)
Oxychilus mortilleti (Pfeiffer,1859)
Oxychilus obscuratus (Porro,1841)
Oxychilus planella (Pfeiffer,1853)
Oxychilus tropidophorus (Mabille,1869) (1)
Zonitoides nitidus (Müller,1774) (1)

MILACIDAE:

Milax gagates (Draparnaud,1801)

Milax nigricans (Philippi,1836) (1)

Milax rusticus (Millet,1843) (1)

Milax sowerbii (Férussac,1823)

LIMACIDAE:

Limax cinereoniger Wolf,1803

Limax corsicus Moquin-Tandon,1855 (1)

Limax flavus Linné,1758 (1)

Limax marginatus Müller,1774

Limax maximus Linné,1758 (1)

Limax valentianus Férussac,1821 (1)

AGRIOLIMACIDAE:

Deroceras agreste (Linné,1758)

Deroceras cazioti (Pollonera,1896) (1) (2)

Deroceras corsicus Simroth,1900 (2)

Deroceras laeve (Müller,1774) (1)

Deroceras panormitanum (Lessona et Pollonera,1882) (1)

Deroceras reticulatum (Müller,1774) (1)

EUCONULIDAE:

Euconulus alderi (Gray,1840) (1)

Euconulus fulvus (Müller,1774) (1)

FERUSSACIDAE:

Ferussacia follicula (Gmelin,1790) (1)

Hohenwartiana hohenwarti (Rossmässler,1839)(1)

Coecilioides acicula (Müller,1774) (1)

SUBULINIDAE:

Rumina decollata (Linné,1758) (1) (12)

CLAUSILIIDAE:

Cochlodina kusteri (Rossmässler,1836) (1) (14)

Cochlodina laminata (Montagu,1803) (1)

Cochlodina meisneriana (Shuttleworth,1843) (1)

Macrogastra plicatula (Draparnaud,1801)

Balea perversa (Linné,1758) (1)

Papillifera papillaris (Müller,1774) (1)

Papillifera solida (Draparnaud,1805)

Clausilia rugosa (Draparnaud,1801) (1)

TESTACELLIDAE:

Testacella haliotidea Draparnaud,1801

Testacella scutulum Sowerby,1821 (1)

HELICIDAE:

Candidula intersecta (Poiret,1801) (1) (5)

Candidula unifasciata (Poiret,1801) (1) (16)

Cernuella acompsia Bourguignat,1864

Cernuella aginnica (Locard,1894) (17)

Cernuella ambielina (Charpentier,1860) (1)

Cernuella neglecta (Draparnaud,1805)(1)(17)

Cernuella cespitum (Draparnaud,1801)(1)(18)

Cernuella vestita (Rambur,1868) (1) (19)

Cernuella virgata (da Costa,1778) (1)

Helicella apicina (Lamarck,1822) (1)

Helicella conspurcata (Draparnaud,1801) (1) (19)

Helicella trepidula (Servain,1881) (20)

Xeromagna erratica (Mabille,1881) (1) (19)

Helicopsis striata (Müller,1774) (21)

Trochoidea elegans (Gmelin,1791) (1)

Trochoidea pyramidata (Draparnaud,1805)(1)

Trochoidea scitula (Cristofori et Jan,1832) (1)

Trochoidea trochoides (Poiret,1789) (1)

Tropidocochlis contermina Caziot,1902 (22)

Cochlicella acuta (Müller,1774) (1)

Cochlicella conoidea (Draparnaud,1801) (1)

Cochlicella ventricosa (Draparnaud,1801) (1) (23)

Monacha cantiana (Montagu,1803) (1) (24)

Monacha cartusiana (Müller,1774) (1) (24)

Monacha corsica (Shuttleworth,1843) (1)(2)(24)

Monacha perlevis (Shuttleworth,1852) (1)(2)(24)

Hygromia cinctella (Draparnaud,1801) (1)

Trichia hispida (Linné,1758) (1)

Arianta arbustorum (Linné,1758)

Chilostoma squamatinum (Moquin-Tandon,1856) (1)(25)

Caracollina lenticula (Michaud,1831) (1)

Theba pisana (Müller,1774) (1)

Eobania vermiculata (Müller,1774) (1)

Helix aspersa (Müller,1774) (1) (13)

Helix sperta Born,1778 (1) (12)

Helix tristis Pfeiffer,1845 (2) (26)

Marmorana serpentina (Férussac,1821)(1)(27)

Marmorana suburbana (Paulucci,1882) (28)

Otala lactea (Müller,1774) (29)

Otala punctata (Müller,1774) (1)(12)(30)

Pseudotachea splendida (Draparnaud,1801)(1)

Tacheocampylaea raspaili (Payraudeau,1826) (1) (2) (12)

Tacheocampylaea insularis (Crosse et Debeaux, 1869) (2)

Tacheocampylaea brocardi (Dutailly,1867) (2)

Tacheocampylaea revelieri (Debeaux,1867) (2)

Tacheocampylaea romagnoli (Dutailly,1867)(2)

Tacheocampylaea carotii (Paulucci,1882) (31)

Tacheocampylaea venacensis (Pollonera, in Caziot,1902) (2)

Tacheocampylaea arusalensis (Hagenmüller,1888)

Explication des renvois qui suivent les familles et les espèces dans la liste systématique:

(1) Espèces récoltées récemment en Corse (HOLYOAK, Avril et Décembre 1977 et REAL depuis 1980 jusqu'à 1987).

(2) Espèce endémique de Corse.

(3) Diagnose sans illustration. Certains auteurs, tels que GERMAIN (1930), ont signalé que Cochlostoma cyrniacum (Mabille,1869) pourrait être une forme de C. patulum (Draparnaud, 1801) qui est une espèce commune dans tout le Midi de la France. Une autre espèce de ce genre est endémique de Sardaigne, c'est C. sardoum

(4) Espèce très proche d'Ovatella myosotis (Draparnaud,1801) récoltée par PAYRAUDEAU (1826) aux environs de Bastia, Mariana et Ajaccio. Il indiquait qu'elle y était peu abondante.

(5) Solatopupa similis (Bruguière,1792) est une espèce très polymorphe: sa taille peut varier de 8 à 18 mm.

(6) Granaria variabilis (Draparnaud,1801) aurait été introduite en Corse, d'après GERMAIN (1930), dans la région de Bonifacio.

(7) Il serait intéressant de confirmer l'existence de Pupilla muscorum (Linné,1758) en Corse. En effet elle n'a pas été signalée depuis REQUIEN (1848). GERMAIN (1930) et ALZONA (1971) indiquent seulement Corse, sans précision de localité.

(8) Vallonia costata (Müller,1774) est citée ici pour la première fois de Corse. Nous l'avons récoltée à Propriano.

(9) Discus rotundatus (Müller,1774) est assez répandu en Corse, aussi bien sur les massifs calcaires que sur les massifs granitiques, mais toujours dans des zones humides.

(10) Les espèces de cette famille ont des coquilles très fragiles; de plus l'examen de l'animal est souvent nécessaire pour faire les déterminations.

(11) Cette famille est particulièrement difficile à déterminer, spécialement dans cette zone insulaire où, en plus, se trouvent des problèmes liés à l'endémisme et à l'affrontement des zones de répartition géographique . Une étude plus approfondie des lots récoltés reste nécessaire avec l'aide de spécialistes.

(12) Espèce intégralement protégée par la loi française de 1979 (Journal officiel du 12 Mai 1979, p.3953).

(13) Espèce dont le ramassage des exemplaires non bordés est interdit par la loi de 1979 (Journal officiel du 12 Mai 1979, p. 3954).

(14) Cochlodina kusteri (Rossmässler,1836) vit en Corse, en Sardaigne et dans les îles de l'archipel toscan.

(15) Bien que citée de Calvi par MOQUIN-TANDON (1855), CAZIOT (1902) estimait qu'il y avait lieu d'éliminer Candidula intersecta (Poiret,1801) de la faune de Corse. nous l'avons trouvée en plusieurs stations.

(16) Candidula unifasciata (Poiret,1801) n'a été citée qu'une seule fois de Corse par REQUIEN (1848). CAZIOT (1902) l'avait supprimée de la faune de Corse.

(17) Cernuella aginnica (Locard,1894) et C. neglecta (Draparnaud,1805) ne peuvent être distinguées que grâce à la dissection de l'appareil génital.

(18) Cernuella cespitum (Draparnaud,1801) est appelé Xeromagna erratica (Mabille,1881) en Corse.

(19) Cernuella vestita (Rambur,1868) peut se confondre très facilement avec C.conspurcata (Draparnaud,1801) dont elle se distingue par les différences entre les poils:

C. vestita: poils courts, droits et serrés.

C. conspurcata: poils longs, recourbés et espacés.

(20) Cernuella trepidula (Servain,1881) est considérée par certains auteurs (GERMAIN,1930) comme probablement une variété de C. neglecta (Draparnaud,1805).

(21) Helicopsis striata (Müller,1774) a été citée par PAYRAUDEAU (1826), SHUTTLEWORTH(1843) et REQUIEN (1848); mais CAZIOT (1902) signale qu'elle a certainement été confondue avec d' autres espèces et indique même qu'elle n'existerait pas en Corse.

(22) Tropidocochlis contermina Caziot,1902 a été décrite de Bonifacio par SHUTTLEWORTH mss. reprise par PFEIFFER in CAZIOT (1902). Déjà CAZIOT indique qu'il n'a pas pu la retrouver malgré ses recherches parmi les nombreux exemplaires d'espèces proches comme Cochlicella conoidea (Draparnaud,1801) et Trochoidea trochoides (Poiret,1789). GIUSTI et CASTAGNOLO (1983) n'indiquent pas sa présence en Sardaigne. Par contre SACCHI, communication personnelle, signale qu'elle existe en Sardaigne et suppose qu'elle pourrait se trouver aussi dans la région d'Aléria, en Corse.

(23) Les auteurs anglo-saxons appellent cette espèce Cochlicella barbara (Linné,1758).

(24) Note en cours de GIUSTI (Malacologia) sur le genre Monacha.

(25) Chilostoma squamatinum (Moquin-Tandon,1856) est cité ici pour la première fois de Corse. Nous l'avons récolté à Aléria, au pied de la colline qui porte la ville, près d'une tombe romaine, dans une zone incendiée récemment.

(26) Helix tristis Pfeiffer,1845 est une espèce endémique de Corse, très localisée dans la zone inondable, entre les embouchures de la Gravone et du Prunelli., près d'Ajaccio.

(27) Marmorana serpentina (Férussac,1821) est une espèce très polymorphe et de nombreuses variétés ont été décrites. Pour la Corse BARTOLOME (1981) et pour la Sardaigne GIUSTI et CASTAGNOLO (1983) indiquent six variétés, la plupart y seraient endémiques.

(28) La coquille de Marmorana suburbana (Paulucci,1882) ressemble à celle de M.serpentina (Férussac,1821). elles diffèrent l'une de l'autre par l'anatomie de l'appareil génital et en particulier à la forme du dard.

(29) Otala lactea (Müller,1774) qui vit en Espagne et en Afrique du Nord a été introduite en Corse par CAZIOT (1902), dans le vallon de Toga, près de Bastia.

(30) Otala punctata (Müller,1774) est synonyme d'O. apalolena (Bourguignat,1867) qui est une des espèces intégralement protégées.

(31) Tacheocampylaea carotii (Paulucci,1882) est une espèce endémique de Sardaigne d'après GIUSTI et CASTAGNOLO (1983), mais que nous citons dans cette liste car CAZIOT (1902) indique l'avoir récoltée dans la région de Corte.

CONCLUSION:

L'ensemble des prospections effectuées en 1977 par HOLYOAK et de 1980 à 1987 par REAL permettent d'indiquer les conclusions suivantes:

Vingt deux familles sont actuellement représentées en Corse. Deux autres familles, les Cyclophoridae et les Pyramidulidae, citées par la littérature ancienne, MABILLE (1869), DRAPARNAUD (1801) et CAZIOT (1902), n'ont eu aucun représentant récolté depuis 1977 en Corse.

Ces vingt quatre familles sont représentées par 135 espèces, dont 89 ont été récoltées en1977 et de 1980 à 1987 en Corse, mais certaines d'entre elles sont rares tant en ce qui concerne les points de récolte que de l'abondance dans ces lieux.

Cette liste de 89 espèces sera vraisemblablement augmentée dans l'avenir, dans la publication d'un Atlas, qui est en cours de préparation. Il reste des reliquats à déterminer des prélèvements de sol à trier et, de plus, quelques zones d'altitude en particulier n'ont pas encore été prospectées.

Nous avons voulu, par cette présente note, annoncer notre travail en cours de réalisation et donner, dès à présent, les premiers résultats globaux concernant la situation actuelle de la connaissance de la Malacofaune de Corse.

REMERCIEMENTS:

Nous tenons à remercier Mr D.T.HOLYOAK, de l'Université de Nottingham, qui nous a permit d'ajouter ses récoltes aux nôtres.

Nous remerçions également Mr. M.LENHARDT, Directeur du Parc naturel régional de Corse,ainsi que Mrs J.-M.CAILLAUD, J.-M.CASTA, P.LENCQ et J.-C.THIBAULT qui travaillent aussi pour le Parc et qui nous ont facilité les séjours sur le terrain.

REFERENCES:
ALZONA C., 1971. Malacofauna italica. Catalogo e bibliografia dei Molluschi viventi, terrestri e d'acqua dolce. Atti Soc. Ital. Sc. Nat., Milano, CXI: 1-433.
AUCAPITAINE H., 1864. Note sur l'habitat de l'Helix carae Cantraine. Ann. Sc. nat., 1(5):28.
BOETTGER C.R., 1949. Eine neue Landschnecke von der Insel Korsika. Arch. Molluskenk., 78: 167-168, 1 pl.
BOUCHET P. et HEROS V., 1981. Bibliographie des Inventaires faunistiques de France - 1758-1980. Mollusques. Secrétariat de la Faune et de la Flore: 1-100. Tableaux I à IV.
BOURGUIGNAT J.R., 1863-1868. Mollusques nouveaux, litigieux ou peu connus. Paris. F. Savy.
BUTTNER K., 1926. Beiträge zur Kenntnis der Land und Süsswasser Fauna Korsikas. 5.Mollusca.
CAZIOT E., 1901. Comparaison des faunes malacologiques de Corse et de Sardaigne. A.F.A.S., 30ème session. Ajaccio: 571-576.
CAZIOT E., 1902. Etude sur la faune des Mollusques vivants terrestres et fluviatiles de l'île de Corse. Soc. Sc. Hist. Nat. Corse: 6-354, 2 pl.
CAZIOT E., 1903. Notes complémentaires à la faune des Mollusques vivants terrestres et fluviatiles de l'île de Corse: Bull. Soc. Sc. Hist. Nat. Corse: 1-14.
CAZIOT E., 1903. Complément à l'étude de la faune corse. Mém. Soc. Zool. France, 16: 33-40.
CAZIOT E., 1903. Etude sur quelques coquilles de la région circa-méditerranéenne. Helix niciensis. Etude des espèces du groupe. Feuille des jeunes Naturalistes, 34: 10-13. Note complémentaire: 35.
CAZIOT E., 1904. Etude sur les Helix du groupe cespitum. Bull. Soc. Linn. Lyon, 51: 37-58.
CAZIOT E., 1904. Historique et distribution géographique de l'Helix vermiculata. Bull. Soc. Zool. France, 29: 19.
CAZIOT E., 1904. Note sur l'Helix aperta. Feuille des jeunes Naturalistes, 35: 6-7.
CAZIOT E., 1905. Historique et distribution géographique de Cyclostoma sulcatum. Feuille des jeunes Naturalistes, 36: 117-119.
CAZIOT E., 1905. Etude de quelques coquilles de la région circa-méditerranéenne et complément à l'étude de l'Helix vermiculata Bull. Soc. Zool. France, 30: 12.
CAZIOT E., 1905. Historique et distribution géographique de Leucochroa candidissima. Feuille des jeunes Naturalistes, 36: 1-4.
CAZIOT E., 1906. Etude sur les Helix de la section Elisma. Feuille des jeunes Naturalistes, (4) 36: 121-125.
CAZIOT E., 1908. Diagnose d'une espèce nouvelle de Paludestrina de l'île de Corse, et complément à la faune des Mollusques terrestres de cette île. Bull. Soc. Zool. France, 33: 33-35.
CAZIOT E., 1909. Etude sur le genre Pomatias Studer. Historique, classification et modification à sa classification. Ann. Soc. Linn. Lyon, 56: 183-218.
CAZIOT E. et FAGOT P., 1909. Indication des ouvrages qui ont paru sur la faune des Mollusques terrestres et fluviatiles des départements français. Corse. Mém. Soc. Zool. France, 22: 49-78 et 247-248.
CAZIOT E., 1911. Etude révisionnelle des Mollusques quaternaires des brèches de Toga à Bastia (Corse). Bull. Soc. Géol. France, XI, Paris: 239-248, 5 figs dans le texte.
CAZIOT E., 1916. Note sur les Campylaea de la Sardaigne et des îles de Capraia, de Pianosa et de Corse. Bull. Soc. Zool. France, 41: 65-76.
CAZIOT E., 1916. Macularia de la Sardaigne et de la Corse. Bull.SSoc. Zool. France,41:76-85.
CAZIOT E., 1917. Note rectificative aux Campylaea de Corse et de Sardaigne.Bull. Soc. Zool. France, 42: 98-99.
CHEVALLIER H., LECOMTE V., LUCAS A. et REAL G., 1973. Cartographie des Mollusues continentaux actuels de la France. Haliotis, vol. 3:195-198.
CROSSE H. et DEBEAUX O., 1869. Description de deux Hélices nouvelles de Corse. Journ. Conchyl., 17: 51-55, pl. 2.
CROSSE H. et DEBEAUX O., 1869. Description de deux Helix corses. Journ. Conchyl., 17: 61.
DEBEAUX O., 1867. Diagnose d'une espèce nouvelle d'Helix de l'île de Corse. Paris, Bouchard-Huzard. Journ. Conchyl., 15: 1-2, pl. 9.
DUTAILLY G., 1867. Description de quelques espèces nouvelles du groupe de l'Helix raspaili. Paris N.V.: 95-101.
GERMAIN L., 1925. La faune malacologique de la Corse. Compte-rendus de la Société de Biogéographie, Paris, 9: 62-64.
GERMAIN L., 1926. Le peuplement de la Corse. Les Mollusques terrestres et fluviatiles Bastia. A. Piaggi: 15 pages.
GERMAIN L., 1930. Faune de France. 21. Mollusques terrestres et fluviatiles. Paris: 1-897, pl. I à XXVI, fig. 1 à 860.
GITTENBERGER E., 1984. Vicariantists and dispersalists among the Chondrinidae (Gastropoda. Pulmonata). World-Wide Snails-Biogeographical studies on non-marine Mollusca, in SOLEM A. et VAN BRUGGEN A.C. Eds.: 56-69, fig. 1 à 8.

GIUSTI F. et MANGANELLI G., 1984. Relationship between geological land evolution and present distribution of terrestrial Gastropods in the western Mediterranean area. World-Wide Snails-Biogeographical studies on non-marine Mollusca, in SOLEM A. et VAN BRUGGEN A.C. Eds.: 70-92, fig. 1-9.

GIUSTI F., HOLYOAK D.T. et MANGANELLI G., 1985. Oxychilus (Ortizius) clarus (Held) on Corsica and new data on the systematic position of Helix hydatina Rossmässler (Pulmonata: Zonitidae). Journ. Conchol., 32: 17-24, pl. 1-3, fig. 1-3.GRATELOUP S., 1855. Distribution géographique de la famille des Limaciens. Bordeaux. Th. Lafargue. 30 page

HAGENMULLER P., 1888. Catalogue. Matériaux pour servir à l'histoire de la Malacologie de l Corse et de la Sardaigne. Bull. Soc. malacol. France. Paris, V: 1-54.

HOFFMANN H., 1926. Beiträge zur Kenntnis der Land und Süsswasser fauna Korsikas.Die Nacktschnecken. Mitt. Zool. Mus. Berlin, 12: 241-262, 7 figs.

HOLYOAK D.T., 1983. Distribution of land and freshwater Mollusca in Corsica. Journ. Conchol., 31: 235-251, 1 fig.

KERNEY M.P. et CAMERON R.A.D., 1979. Land Snails of Britain and North-west Europe: 1-288, pl. 1-24, 649 figs, 276 cartes.

KERNEY M.P., CAMERON R.A.D. et JUNGBLUTH J.H., 1983. Die Landschnecken Nord-und Mitteleuropas: 1-384, pl. 1-24, 870 figs, 368 cartes.

LECOQ H., 1851. Observations sur l'Helix tristis Pfeiffer. Journ. Conchyl., 2: 146-151.

LESSONA M. et POLLONERA C., 1882. Monografia dei Limacidi italiani. Mem. Acc. Sc. 12. Torino, série II, 35: 49-128, 3 pl.

LOCARD A., 1873. Note sur les brèches osseuses des environs de Bastia, Corse. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon: 1-15.

MABILLE J., 1867. De quelques espèces du groupe des Helix serpentina et muralis. Arch. Molluskenk., 2: 17-32.

MABILLE J., 1869. Supplément à la faune corse.Arch. Malacol., 4: 55-71 et 5: 73-80.

MABILLE J., 1877. Testarum novarum diagnoses. Bull. Soc. Zool. France, 2: 304-306.

MABILLE J., 1877. Etude sur les Féringies de France, de Corse et de nos possessions du Nor de l'Afrique. Rev. Mag.Zool., 3ème série, V: 300-312.

MABILLE J., 1880. Testarum novarum Europaearum diagnoses. Guide du Naturaliste, 2 (3):62-65 (7) 5: 122-129.

MABILLE J., 1881. Testarum novarum praesertim Europaearum diagnoses. Bull. Soc. Philom.

MOQUIN-TANDON A., 1855. Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France, Paris, 2 vol.: I-VIII+416 pages, II, 646 pages, 54 pl.

NICOLI R.M., 1948. Tacheocampylaea brocardiana omphalophora au Monte d'Oro. Cahier Naturalistes, 3: 48.

PAULUCCI M., 1878. Matériaux pour servir à l'étude de la faune malacologique terrestre et fluviatile de l'Italie et de ses îles. Paris, Librairie F. Savy, 77 bd. St Germain: 1-54.

PAYRAUDEAU B.C., 1826. Catalogue descriptif et méthodique des Annélides et des Mollusques de l'île de Corse. Paris, J. Tastu: 1-218, 8 pl.

POLLONERA C., 1896. Sui Limacidi della Corsica. Boll. Mus. Zool. Univ. Torino, 11 (264): 1-6.

RAMBUR P., 1868. Diagnoses d'Hélices nouvelles. Journ. Conchyl., 16: 265-268.

RAMBUR P., 1869. Description de plusieurs Hélices inédites,de France et d'Espagne, suivie d'observations et de rectifications concernant deux autres espèces. Journ. Conchyl., 17 252-269, pl. 9.

REAL G. et TESTUD A.-M., 1980. Données préliminaires sur les Mollusques continentaux protégés ou règlementés en France. Haliotis, vol. 10(1): 75-86, fig. 1-10, 9 cartes.

REAL G. et REAL-TESTUD A.-M., 1983. Les Mollusques Gastéropodesprotégés ou règlementés en France. Inform. Tech. Serv. Vétér., Paris: 157-171, 11 photos couleur, 11 cartes.

REAL G. et REAL-TESTUD A.-M., 1986. Recensement, cartes de distribution, diagnoses et iconographie des Mollusques continentaux de Corse. Trav. sc., 3, Parc nat. rég. réserves naturelles de Corse: 1-26, 1 photo.

REMY P., 1950. Grottes de Corse. Ann. Spéléol. France, 5: 1-47.

REQUIEN R.E., 1848. Catalogue des Coquilles de l'île de Corse. Avignon, in-8, 70 pages.

SAINT-SIMON A. de, 1851. Observations sur l'animal de l'Helix tristis. Journ. Conchyl., 2: 270-274.

SHUTTLEWORTH R.J., 1843. Ueber die Land-und Süsswasser-Mollusken von Korsika. Mitt. Naturf Ges. Bern, n°1: 9-21; n°3: 17.

SHUTTLEWORTH R.J., 1852. Diagnosen neuen Mollusken. Mitt. Naturf. Ges. Bern: 137-146, 193-208 et 289-304.

SIMROTH H., 1900. Uber einige Nacktschnecken von Montenegro und Korsika. Nachr. Deutsch. Malak. Gesell., Frankfurt, 32: 77-85 et 97-107.

SIMI P., 1981. précis de Géographie physique, humaine, économique, régionale de la Corse. Coll. " Corse d'hier et de demain ". Soc. Sc. Hist. nat. Corse, n°II: 1-608.

WESTERLUND C.A., 1878. Monografia Clausiliarum in regione paleoarctica viventium: 1-184.

HALIOTIS, 18 (1988) : 55-74.

APPORT DU PIEGEAGE DANS LE SUIVI DES PEUPLEMENTS DE LIMACES EN GRANDE CULTURE

par

Gérard HOMMAY, Pascal BRIARD

Station de Zoologie - INRA, 28 rue de Herrlisheim - B.P. 507

68021 COLMAR cédex

ABSTRACT : CONTRIBUTION OF TRAPPING TO THE SURVEY OF SLUGS POPULATIONS IN CROP CULTURES

The object of this work is to define the value of trapping to survey populations of slugs injurious to crop cultures. Slug populations are studied in Alsace. Trapping is complemented by soil samplings. The reproduction cycle of the two main species : Deroceras reticulatum (Müller) and Arion distinctus Mabille is examined.

RESUME :

L'objet de ce travail est de définir l'apport du piégeage dans la surveillance des populations de limaces nuisibles en grandes cultures. Des populations de limaces sont étudiées en Alsace. Le piégeage est complété par des prélèvements d'échantillons de sol. Le cycle de reproduction des deux espèces principales : Deroceras reticulatum (Müller) et Arion distinctus Mabille est examiné.

Mots clés : Deroceras reticulatum, Arion distinctus, Grandes cultures, Surveillance des peuplements, Piégeages, Sondages, Cycle reproducteur.

Key words : Deroceras reticulatum, Arion distinctus, Agricultural crops, Populations survey, Bait-traps, Soil samples, Life cycle.

INTRODUCTION

Les limaces sont considérées comme des ennemis importants des jeunes semis en grandes cultures. Il n'existe pas, actuellement, de méthode efficace de prévision des pullulations de limaces et de dégâts, si bien que face au danger potentiel d'une destruction des semis, des applications de granulés antilimaces sont effectuées sans qu'une règle précise d'intervention puisse être conseillée. Une méthode de prévision des dégâts devient de plus en plus nécessaire, de façon à éviter les pertes et à limiter les traitements aux cas utiles et opportuns. L'ampleur des attaques de limaces dépend de leur activité et de leur densité. Une surveillance des peuplements de limaces semblerait pouvoir apporter l'information la plus immédiate sur l'éventualité de risques pour la culture.

Deux espèces de limaces sont principalement responsables des dégâts de pleins champs (Hommay et Lavanceau, 1986) : la limace grise Deroceras reticulatum (Müller) et la limace noire. Cette dernière, anciennement décrite sous le nom d'Arion hortensis et considérée actuellement comme un complexe regroupant 3 espèces différentes : Arion hortensis de Férussac 1819, Arion distinctus Mabille 1868 et Arion owenii Davies 1979 (Davies, 1977, 1979 ; De Wilde, 1983 ; De Winter, 1984 ; Backeljau, 1985, Backeljau et Marquet, 1985, Backeljau et Van Beeck, 1986). Le cycle de ces animaux a été principalement étudié par Barnes et Weil (1945), Getz (1959), Bett (1960), Moens et Van

den Bruel (1960), Quick (1960), Hunter (1968), Warley (1970), Hunter et Symonds (1971), Judge (1972), Chichester et Getz (1973) et Phillipson (1983). Cependant, il reste à préciser en France, d'autant que les particularités biologiques chez les différentes espèces de limaces noires, récemment différenciées, sont insuffisamment connues.

Il existe deux méthodes principales d'échantillonnage des peuplements de limaces. La première consiste à prélever des échantillons de sol et d'en extraire les animaux. La seconde, plus commode et plus rapide, repose sur des piégeages. Elle apparaît plus applicable dans la pratique courante, mais témoigne plus de l'activité des animaux que la surface du sol que de leur densité. Ces deux méthodes sont notamment utilisées en complémentarité par South (1964), Hunter (1968), Warley (1970), Beyer et Saari (1978) et Glen et Wiltshire (1986) afin d'étudier l'évolution des peuplements de limaces. Pour surveiller le taux d'activité de ceux-ci, plusieurs auteurs ont recours au piégeage. Thomas (1944), Howitt (1961), Gould (1962), Gould & Webley (1972), Roger-Lewis (1976, 1977), Rayner et al. (1978), Frain & Newell (1983), Glen et Orsman (1986), Glen et Wiltshire (1986) utilisent le piégeage pour vérifier l'impact de traitements molluscicides sur les populations de limaces et la protection des cultures. En Angleterre, cette méthode est conseillée aux agriculteurs par l'ADAS (Ministère de l'agriculture) (1984) pour juger des risques de dégâts de limaces. En France, les Instituts Techniques (ACTA ; AGPM ; CETIOM ; ITCF) emploient des plaques carrées de carton ondulé de 50 cm de côté, dont la face supérieure plane est recouverte d'une feuille plastique noire.

Ainsi, il est intéressant de vérifier les résultats qu'apportent les piégeages dans la surveillance du niveau et de l'activité des peuplements avant d'en envisager l'utilisation dans le contexte des prévisions de dégâts.
Une enquête préalable, accompagnée de piégeages, a été effectuée dans plusieurs parcelles d'Alsace où des agriculteurs avaient observé des dégâts de limaces. A l'issue de cette enquête, une parcelle a été retenue à Roeschwoog (tableau I), dans le Bas-Rhin, pour des suivis réguliers.

Tableau I : Données générales concernant la parcelle de Roeschwoog (Bas-Rhin)

culture	blé	date de semis	pois	date de semis	blé	date de semis	soja	date de semis
		5 Oct 83		15 Mars 85		9 Oct 85		25 Mai 87
préparation du sol	chisel	date 16 Jt 83	charrue	date Nov 84	chisel	date 10 Aoû 85	charrue	date 6, 28 Nov 86
	cover-crop	1 Aoû 83	rotoherse	15 Mars 85	cultivateur	13 Aoû 85	cultivateur	1 Mars 87
	rotoherse	5 Oct 83			rotoherse	9 Oct 85	vibroculteur	24 Mai 87
traitement molluscicide	Mesurol 3-4 kg/ha +ammonitrate	date 19 Oct 83			Mesurol 15 et 5 kg/ha +ammonitrate	date 10 Oct 85		

1 Piégeage

1.1. Principe

Les limaces recherchent un abri humide et tempéré pour séjourner entre deux phases d'activité. C'est pourquoi les pièges, constitués d'une matière conservant l'humidité et isolant des écarts de température, sont saturés d'eau et plaqués contre le sol.

1.2. Matériel

Les pièges utilisés au départ de l'étude comprennent une nappe carrée en éponge de 1/5e de m^2, recouverte d'un film plastique noir. Le 30 octobre 1984, des améliorations sont apportées aux pièges. Une note ultérieure (Hommay et Briard, en préparation) sera consacrée à l'étude du piégeage aboutissant à ce choix :

- la taille est relevée à 1/4 de m^2 en vue de la rendre identique à celle des pièges utilisés par nos collègues des Instituts Techniques et pour permettre de comparer les résultats. Du fait de ce changement, les moyennes des captures sont exprimées par rapport à 1 m^2 de surface piégée. Ce calcul correspond à une approximation, car la quantité de limaces récoltée n'est pas proportionnelle à la surface de piégeage,

- l'éponge, se dégradant, est remplacée par une moquette imputrescible doublée d'un film plastique microperforé sur sa face inférieure (Aquanappe)* (matériel employé d'ordinaire par les serristes pour maintenir l'humidité en-dessous des pots de fleurs disposés sur des tablettes). Cette dernière présente un autre avantage: les très jeunes limaces se glissent à l'intérieur du piège à travers les microperforations et en ressortent au bout de quelques minutes, lorsque le piège est retourné et exposé à l'air libre. On obtient ainsi une meilleure récolte des très jeunes individus,

- le film plastique noir absorbe les rayonnements solaires et accélère en fait le dessèchement du piège. Il est remplacé par une feuille d'Aluminium plastifiée** augmentant l'isolation thermique.

Les pièges, munis d'oeillets aux quatres coins, sont plaqués contre le sol par des piquets.

1.3. Méthode

Sous chaque piège est dispersé l'équivalent d'une petite cuiller de granulés contenant 4 % de méthiocarbe. Cette matière active est préférée au métaldéhyde, car les limaces qui en absorbent restent immobilisées sur place et ne se déshydratent pas (Godan, 1983). Lorsque les conditions météorologiques sont sèches, le sol est préalablement arrosé à l'emplacement de chaque piège (un minimum de 2 litres d'eau par piège). Les pièges, préalablement mouillés, sont disposés dans la matinée, puis relevés et retirés le lendemain matin. Lorsque la culture devient trop haute, elle est rasée à l'emplacement des pièges. Lors de leurs déplacements nocturnes, les limaces se concentrent sous les pièges : intoxiquées par l'ingestion de granulés ou retenues par les conditions d'humidité favorables de l'abri.

* Volmatic - B.P. 4 - 49250 MAZE

** Isoreflex armé, Solaria - Actis - Le moulin - 78790 SEPTEUIL

40 pièges (20 à 60 dans les cas extrêmes) sont placés selon un réseau régulier de maille carrée de 10 m de dimension, pour la majorité de l'étude. L'emplacement du réseau est changé occasionnellement pour ne pas épuiser les populations du site.

1.4. Présentation des résultats

En élevage, il existe parfois d'importantes variations individuelles du poids chez des individus issus d'une même ponte (Abeloos, 1944 ; Frömming, 1942 ; Prior, 1983), si bien qu'il est impossible, à partir du poids d'un individu, d'en déduire l'âge exact. Le poids peut cependant servir de critère relatif pour suivre l'évolution démographique d'une population. Les limaces récoltées sous les pièges sont fixées immédiatement dans de l'éthanol à 70° et conservées pendant un mois avant la pesée. Les poids mesurés au 10e de mg sont transformés en logarithmes décimaux et répartis en classes (intervalle = 0,2, étendue = 0,8 à 4,4 soit 0,6 à 2512 mg). Les plus faibles correspondent par conséquent à de très jeunes individus, les plus élevées à des individus de taille adulte, matures ou non. Cette transformation a pour but de mettre en évidence les jeunes animaux qui passeraient inaperçus dans une échelle de poids décimale, la croissance initiale des limaces montrant une tendance exponentielle (Abeloos, 1944 ; Vianey-Liaud, 1975 ; Stern, 1979). Pour clarifier, les résultats mensuels sont regroupés afin de présenter l'évolution pondérale pluriannuelle des populations. Seuls les résultats des 7 et 28 juin 1985 sont détaillés, car très dissemblables. Les échantillonnages insuffisants ne sont pas représentés. Les échantillons obtenus par sondages sont adjoints lorsque le nombre de limaces récoltées sous les pièges est faible.

1.5. Evolution des peuplements de limaces

a) Evolution des captures

Au cours de la période d'étude, 4 espèces de limaces sont récoltées sur la parcelle. Cependant, la majorité des individus est représentée par la limace grise D.reticulatum, 51,3% de l'échantillonnage et la limace noire A.distinctus*, 48,6%, espèce appartenant au complexe "A.hortensis". Les individus de Deroceras laeve (Müller), 0,06 %, et ceux du complexe "Arion circumscriptus", 0,02 %, se rencontrent épisodiquement en très faibles quantités.

Les captures de limaces sont importantes à deux périodes principales de l'année. La première s'étale au printemps, d'avril à juin, la seconde en automne, de septembre à novembre (fig. 1). L'évolution est assez semblable pour les deux principales espèces : D. reticulatum et A. distinctus. Néanmoins, de 1983 à 1985, A. distinctus domine dans les prélèvements depuis la fin de l'automne jusqu'au début du printemps et est supplantée le reste de l'année par D. reticulatum.

* 200 animaux disséqués, détermination de l'espèce confirmée par A.J. De Winter, Wageningen (Pays-Bas).

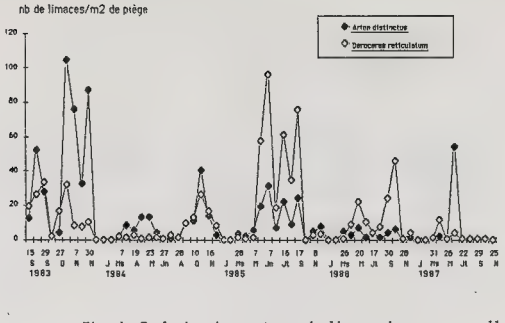


Fig. 1: Evolution des captures de limaces dans une parcelle de Roeschwoog (Bas-Rhin).

b) Evolution des classes de poids

Chez D. reticulatum (fig. 2), le poids global de la population croît de façon asymptotique du début de l'année jusqu'à septembre-octobre puis amorce une légère baisse et chute fortement au printemps de l'année suivante. Cette évolution correspond à la croissance des limaces jusqu'à l'état adulte. Après la reproduction, les adultes meurent. La légère baisse du poids en fin d'année pourrait être due à un phénomène physiologique lié à la sénescence des adultes reproducteurs avant leur disparition et/ou à une réduction de l'activité alimentaire (exemple : 1983-1984 et 1984-1985). L'apparition de jeunes individus s'observe particulièrement bien en avril 1986 et 1987 et s'accompagne de la présence des derniers adultes.

Chez A. distinctus (fig. 3), le poids global de la population suit aussi une courbe asymptotique dont la longueur semble s'étaler sur un peu plus d'un an. Les premiers jeunes recensés apparaissent en juin alors que les adultes tendent à disparaître (1985, 1987), mais le début de la courbe de croissance semble s'amorcer plus tôt. De la fin d'une année au commencement de la suivante, on observe, comme pour l'espèce précédente, une légère baisse du poids parmi les dernières classes. Ce phénomène pourrait découler de la mortalité d'une partie des individus de taille adulte et/ou d'une perte de poids due à un jeûne durant l'hiver.

c) Apparition des jeunes individus

L'examen d'un échantillon de limaces révèle une très bonne corrélation entre le poids frais des animaux et leur poids alcoolique (tableau II). Une bonne corrélation existe aussi entre le poids des animaux et le cube de leur longueur. Une limite fictive séparant les plus jeunes spécimens du restant est fixée à un poids alcoolique de 20 mg

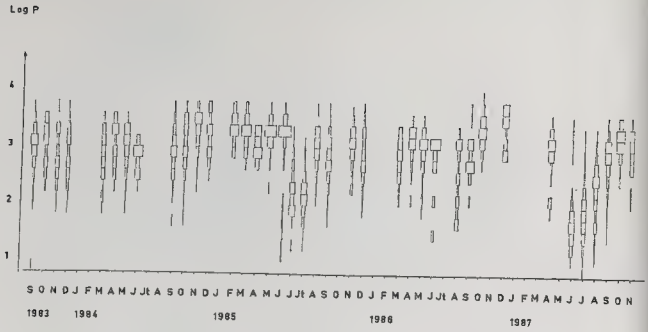


Fig. 2 : Histogrammes des fréquences relatives du poids (Log de P en 10e de mg) des limaces grises récoltées dans une parcelle de Roeschwoog (Bas-Rhin), de septembre 1983 à novembre 1987 et conservées dans l'éthanol à 70°

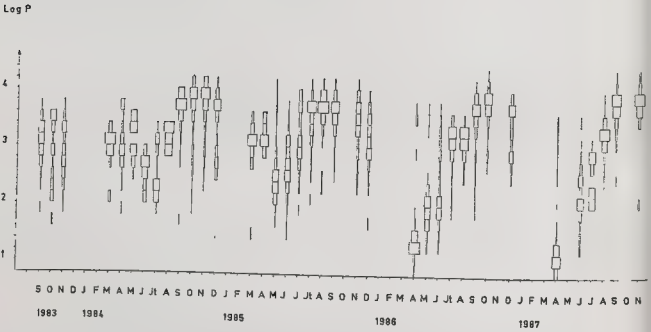


Fig. 3 : Histogrammes des fréquences relatives du poids (Log de P en 10e de mg) des limaces noires récoltées dans une parcelle de Roeschwoog (Bas-Rhin), de septembre 1983 à novembre 1987 et conservées dans l'éthanol à 70°

chez D. reticulatum correspondant environ à une longueur de 13 mm chez l'animal en extension et de 10 mg chez A. distinctus équivalent à une taille de 9,3 mm.

Tableau II : Principaux paramètres des droites de régression (y=ax+b) reliant la longueur de l'animal (L) et les mesures de son poids frais (Pf) et alcoolique (Pa) chez des individus de Deroceras reticulatum et d'Arion distinctus

Espèce	Paramètre	L^3-Pf	L^3-Pa	Pf-Pa
Deroceras reticulatum	b	2,511	2,294	0,744
	a	0,0156	0,094	0,603
	r	0,969	0,967	0,999
	n	70	70	70
Arion distinctus	b	7,521	5,78	3,133
	a	0,010	0,007	0,648
	r	0,983	0,967	0,991
	n	17	17	53

En dehors des mois où les piégeages n'ont pu être effectués à cause du gel, on peut rencontrer des jeunes limaces en nombre variable tout au long de l'année (fig. 4 et 5). Chez D. reticulatum (fig. 4), un pic d'apparition de jeunes est observé au printemps (mars 1984, mai 1985, avril-mai 1986 et avril 1987). Un second pic beaucoup plus bas apparaît en automne. Les jeunes d'A. distinctus (fig. 5) sont surtout nombreux en juin-juillet ; en début d'année et en septembre des petits pics sont encore observables.

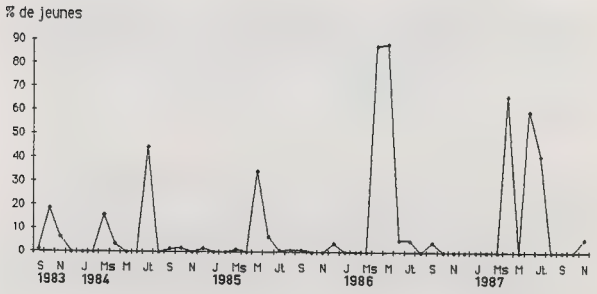


Fig. 4 : Evolution des récoltes de jeunes limaces grises dans une parcelle de Roeschwoog (Bas-Rhin).

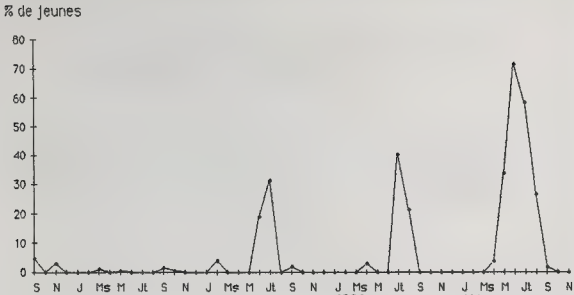


Fig. 5 : Evolution des récoltes de jeunes limaces noires dans une parcelle de Roeschwoog (Bas-Rhin).

2. Sondages

Afin d'obtenir des informations complémentaires sur l'évolution des peuplements de limaces, des séries de sondages sont effectuées à différentes époques de l'année (tableau III).

2.1. Méthode

Les échantillons de sol sont prélevés selon un quadrillage de 20 m de maille, superposé au réseau de pièges, à 2-3 mètres de distance de ceux-ci. Les sondages sont pratiqués à l'aide d'un cylindre en fonte de 20 cm de diamètre intérieur et de 40 cm de hauteur, enfoncé à la masse. Afin de connaître la distribution verticale des limaces, le cylindre est descendu par tranches de 10 cm jusqu'à 20 ou 30 cm de profondeur en fonction de la dureté du sol. Chaque volume de terre est séparé et ensaché dans une poche plastique.

Dans l'attente du tri, les prélèvements sont stockés à 4°C pour inhiber le développement des animaux emprisonnés tout en les conservant vivants. Les échantillons sont lavés au jet d'eau sur une série de tamis de 3, 1,5 et 1 mm de maille. Les oeufs récoltés sont mis à éclore en élevage.

A partir d'octobre 1985, les échantillons sont prélevés à la bêche, selon des carrés de 20 cm de côté. En raison des 2 méthodes d'échantillonnage successivement employées, les moyennes mensuelles des sondages sont exprimées par rapport à une surface échantillonnée de 1 m^2.

2.2. Résultats

Alors que l'on n'a pu constater qu'une seule fois (sondage de mars 1987) la présence de pontes de limaces noires, on observe pourtant de très jeunes individus. A l'inverse, malgré les nombreuses pontes de limaces grises, on récolte peu de jeunes individus dans les sondages. Il est possible que les oeufs de limaces noires, particulièrement fragiles selon Hunter (1968), aient été détruits au cours du lavage et qu'une partie des jeunes limaces grises ait été perdue ou soit passée inaperçue.

a) Limaces

A. distinctus constitue 89,8 % des individus récoltés, le reste étant représenté par D. reticulatum. La densité des limaces est surtout importante en automne et de façon moindre au printemps (fig. 6). A ces saisons, où les conditions ambiantes sont favorables à leur activité, la majorité des limaces réside dans les 10 premiers cm du sol. En été, par temps sec ou en hiver, suite au gel, les animaux ont tendance à migrer en dessous de cette tranche de sol, voire au-delà de 30 cm de profondeur.

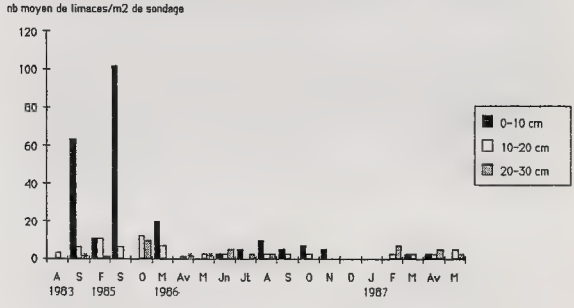


Fig. 6 : Evolution du nombre de limaces dans les sondages, au cours de l'année et en fonction de la profondeur du sol.

Sur l'ensemble des sondages (tableau III) effectués jusqu'à 30 cm de profondeur, on observe chez A. distinctus une décroissance de la quantité de limaces de 0 à 30 cm. Chez D. reticulatum, les individus semblent aussi plus nombreux dans la couche superficielle. Le calcul statistique ne permet pas de valider ces constatations : chaque mois, les nombres moyens de limaces récoltées à différentes profondeurs sont comparés entre eux par le test t de Student. La quantité de limaces échantillonnée étant généralement faible, on n'observe une différence significative ($P < 0,05$) que le 17 septembre 1985 entre 0-10 cm et 10-20 cm de profondeur. De ce fait, la comparaison des

moyennes mensuelles par l'analyse de la variance ne montre pas de différences significatives dans la répartition verticale des animaux.

Tableau III : Evolution mensuelle des quantités de limaces et d'oeufs dans les sondages et les piégeages.

* sep. 1983, avr. et mai 1986 exclus en raison de l'absence d'échantillonnage entre 20 et 30 cm de profondeur

mois	nb de sondages	nb de limaces / m2 de sondage	nb de limaces/ m2 de piège	nombre d' *A. vistinctus* / tranche de sol		
				0-10 cm	10-20 cm	20-30 cm
A 1983	3	3	0	0	0	0
S	10	70	156	61	6	
F 1985	20	24	0	11	11	2
S	10	108	100	80	6	0
O	10	23	0	0	13	1
M 1986	10	28	9	20	8	0
Av	15	2	9	0	2	
M	10	3	30	0	3	
Jn	10	10	12	3	3	3
Jl	10	8	3	5	0	3
A	10	15	9	10	3	3
S	10	8	28	5	3	0
O	10	10	52	5	0	0
N	10	5	1	5	0	0
D	10	0	6	0	0	0
J 1987	10	0	0	0	0	0
F	10	10	0	0	3	8
M	10	5	1	0	0	3
Av	10	10	14	3	3	5
M	10	8	0	0	5	3
total*		273	235	146	55	28

b) Pontes

Une grande partie des oeufs de D. reticulatum a été mise à éclore en élevage. Les lots d'oeufs récoltés en février 1985 sont mis à incuber à la température du laboratoire (environ 20°C) (fig. 7). Le temps d'éclosion des premiers individus varie de 19 à 22 jours. Les oeufs récoltés de 1986 à 1987 sont placés dans une enceinte climatique possédant 2 températures sèches et humides (SECASI AV 1200F OH). Une photopériode 12h jour/12h nuit est instituée avec 20°C-70% d'humidité relative pour le jour et 15°C-90% d'humidité relative pour la nuit. La durée d'incubation varie de 17 à 30 jours et semble un peu plus longue pour les pontes trouvées en début de périodes de reproduction (automne et printemps).

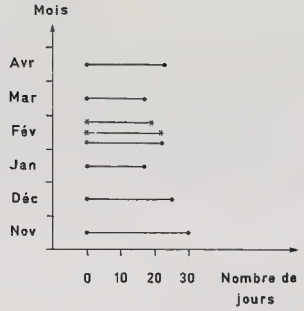
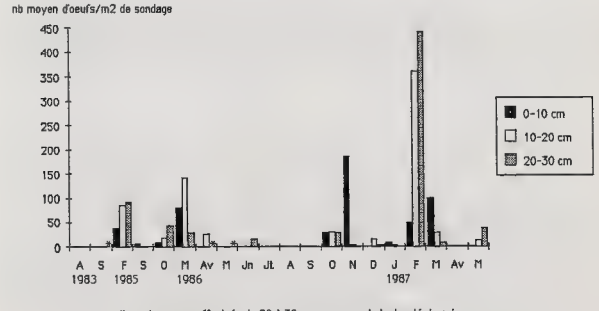


Fig. 7 : Durée d'incubation minimale, en élevage (*20°C . 20°/15°), des oeufs de limaces grises récoltés dans les sondages à différents mois de l'année

De nombreuses pontes sont trouvées en février-mars (fig. 8). Un pic de pontes moins important existe en octobre-novembre. Excepté en novembre 1986, les oeufs semblent plus fréquemment déposés entre 10 et 30 cm qu'entre 0 et 10 cm de profondeur. Les nombres moyens d'oeufs récoltés à différentes profondeurs sont comparés mensuellement par le test t de Student. La quantité d'oeufs étant très variable d'un échantillon à l'autre, on n'observe de différence significative ($P < 0,01$) que le 24 Février 1987, entre 0-10 cm et 10-20 cm de profondeur. Pour la même raison, lorsque l'on compare les moyennes mensuelles entre elles par l'analyse de la variance, on ne constate pas de différence significative dans la répartition verticale des oeufs.



* sondages non effectués de 20 à 30 cm en raison de la dureté du sol

Fig. 8 : Evolution du nombre d'oeufs dans les sondages, au cours de l'année et en fonction de la profondeur du sol.

3. Relations piégeages-sondages

En confrontant les résultats des sondages et des piégeages du 15 septembre 1983 (fig. 9), effectués à l'aide des pièges en éponge recouverts de plastique noir, on constate une sous-estimation de la quantité de jeunes limaces noires par la méthode des piégeages. Il semble que ces dernières aient moins tendance à se déplacer à la surface du sol que les adultes. Le piège "Aquanappe" recouvert d'aluminium plastifié, utilisé à partir du 30 octobre 1984, semble donner une proportion de jeunes plus proche de la réalité. Il permet de récolter jusqu'à 88% de jeunes chez D. reticulatum le 21 mai 1986 et 71% de jeunes chez A. distinctus le 26 juin 1987 (fig. 4 et 5).

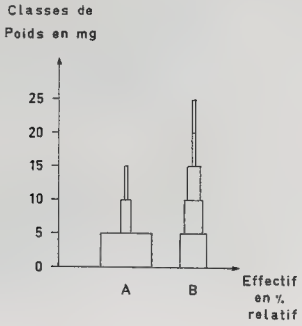


Fig. 9 : Distribution de fréquence de poids parmi les limaces noires récoltées dans les sondages (A) et sous les pièges (B) le 15 septembre 1983 à Roeschwoog et conservées dans l'éthanol à 70°

Pour l'ensemble des dates, les résultats mensuels des sondages effectués jusqu'à 30 cm de profondeur et des piégeages (tableau III) montrent une corrélation significative ($r = 0,813$, $P < 0,01$), mais difficilement interprétable puisque, certains moments de l'année, les limaces sont inactives. Les sondages étant effectués à côté de piégeages, en comparant piégeages et sondages voisins, le 17/9/85, on n'observe pas de corrélation entre les résultats des 2 méthodes. Par contre, une corrélation significative ($r = 0,900$, $P < 0,001$) est mise en évidence le 25/3/87. En période sèche ou froide, les limaces ont une activité de surface réduite et la localisation des déplacements expliquerait la corrélation positive observée en mars. Inversement, lors des périodes de forte activité (septembre), les pièges drainent une grande quantité de limaces provenant de zones éloignées du sondage.

4. Cycles de reproduction

4.1. D. reticulatum

A l'aide des observations sur les accouplements, les pontes, l'évolution pondérale des populations (fig. 3) et les apparitions de très jeunes individus (fig. 4), on peut tenter de reconstituer le cycle de cette espèce.

A Colmar (environ 115 km au sud de Roeschwoog), la période la plus importante d'accouplements se situe en automne, de septembre à novembre, une seconde période moins intense s'observe au printemps. Aucun accouplement n'a été observé à Roeschwoog mais cette station possède sensiblement le même climat et il est probable que les périodes de reproduction sont semblables.

A la suite de ces accouplements, les oeufs sont pondus et les adultes meurent généralement quelques semaines après. La plupart des oeufs déposés à l'automne n'éclosent qu'au printemps suivant ou donnent naissance à des jeunes dont le développement est interrompu pendant l'hiver. Les jeunes limaces croissent rapidement durant le printemps, deviennent matures en automne, se reproduisent et meurent environ un an après la ponte dont ils proviennent. Les individus issus des oeufs de printemps subissent un ralentissement de croissance durant la période sèche de l'été. Ces individus ne se reproduisent qu'au printemps suivant, un an après leur naissance. Si les circonstances climatiques et nutritionnelles sont favorables, le passage d'un cycle à l'autre est sans doute possible, par le racourcissement du délai de maturation des animaux.

4.2. A. distinctus

a) Evolution de l'appareil génital des individus de taille adulte

L'examen des différentes parties de l'appareil génital renseigne sur l'état de maturité des individus (Abeloos, 1944 ; Moens et Van den Bruel, 1960). Chaque mois, lorsque l'échantillonnage est suffisant, une dizaine d'animaux de taille adulte est examinée de septembre 1983 à décembre 1985. Les spermatophores, échangés lors des accouplements, sont recherchés dans l'atrium génital et la vésicule séminale.

En automne, la glande hermaphrodite augmente de volume tandis que le canal hermaphrodite se gonfle de sperme et devient blanc et sinueux. On trouve des résidus de spermatophores dans la vésicule séminale. On observe aussi des spermatophores de février à mai, dont un, presque intact, dans l'atrium d'un individu, en février 1984. De mars à juin, la glande hermaphrodite rétrécit et brunit, le canal hermaphrodite devient fin et jaunâtre. On rencontre peu d'individus de grande taille en juillet-août, ce qui correspondrait à l'absence des adultes matures, morts pour la plupart en juin.

Les individus rapportés du terrain et élevés en laboratoire pondent soit à la fin de l'automne, soit au printemps et meurent généralement quelques semaines après la ponte. Ces observations confirment les découvertes de spermatophores lors des dissections.

b) Cycle

A l'aide des résultats précédents et des observations sur l'évolution pondérale des populations (fig. 3) et les apparitions de très jeunes individus (fig. 5), on peut retracer le cycle présumé de cette espèce :

Les périodes d'accouplement et sans doute les pontes se situent au printemps et en fin d'automne. Les oeufs pondus en fin d'automne n'éclosent qu'au début du printemps suivant. Les adultes meurent généralement ensuite soit en juin, soit à la fin de l'année. Les jeunes apparaissent nombreux en juin-juillet, mais quelques uns sont observés en début d'année ou en septembre. Les animaux auraient une longévité d'un peu plus d'un an : ceux nés au printemps meurent en juin de l'année suivante après s'être reproduit, ceux nés en automne meurent durant leur second hiver. On peut supposer que lorsque les conditions climatiques et écologiques sont favorables, les délais de reproduction diminuent.

5. Discussion - Conclusion

5.1. Activité

Les résultats obtenus par notre méthode de piégeage reflètent une activité de surface des animaux très dépendante des conditions météorologiques et particulièrement importante au printemps et en automne. Le climat de l'Alsace, semi-continental, présente des hivers froids et des étés chauds. Au cours de ces deux saisons, l'activité est souvent réduite en raison d'un sol gelé ou sec en surface.

A la suite des traitements molluscicides (le 19 octobre 1983 et le 10 octobre 1985), on observe une baisse significative de la densité des limaces sous les pièges en comparaison avec une parcelle laissée en témoin (Hommay et Briard, en préparation).

Indépendamment des conditions météorologiques et des applications molluscicides, l'activité des limaces devient réduite après un travail du sol. Ce phénomène, démontré par Hunter (1967) et observé par l'ACTA (1983-1984), est constaté à plusieurs reprises à Roeschwoog (travaux des 5 et 19 octobre 1983, 9 et 10 octobre 1985, 25 mai 1987 ; fig. 1). Les outils occasionnent des blessures et détruisent sans doute des limaces et des oeufs. Les travaux aratoires semblent surtout dessécher les couches superficielles du sol et perturber momentanément la circulation des animaux depuis le sol jusqu'à la surface. En effet, environ un mois après le passage des machines on observe une reprise de l'activité (fig. 6 et 8).

Les fluctuations de populations liées au cycle reproducteur influent sur la quantité de limaces piégées : à la fin de l'automne et au début de l'hiver, de nombreuses limaces grises adultes se reproduisent et meurent. Les limaces noires adultes semblent disparaître principalement en juin. Simultanément, les conditions météorologiques sont défavorables à l'activité des limaces : baisse des températures en hiver, temps chaud ou sec en été. On observe ainsi une réduction des taux de captures. Inversement, au printemps, l'apparition des jeunes augmente le nombre de limaces piégées, de surcroît, les conditions météorologiques sont généralement favorables à leur activité.

L'ensemble de ces différents facteurs régit les importantes fluctuations de captures enregistrées annuellement.

On reconnaît enfin une fluctuation pluriannuelle des populations de limaces noires de Roeschwoog qui se traduit par une régression progressive du nombre d'individus de septembre 1983 à mai 1987 (fig.1).

5.2. Cycle

a) D. reticulatum

Selon plusieurs auteurs (Barnes et Weil, 1945 ; Bett, 1960 ; Quick, 1960 ; Hunter, 1968), D. reticulatum se reproduit toute l'année, sauf pendant les périodes de froid (en dessous de 5°C) et de sécheresse. Néanmoins, on distingue des périodes d'activité reproductrice plus intenses. Le cycle varie considérablement en fonction des conditions climatiques. En Angleterre, Bett (1960), Hunter (1968) et dans l'état de New-York, Judge (1972) observent deux générations par an avec des pics d'activité reproductrice au printemps et en automne. Dans le sud-est de l'Ecosse, Warley (1970) observe deux générations principales apparaissant plus tardivement en raison d'un printemps froid. La première période de ponte se situe de juin à août, la seconde d'octobre à novembre. Le cycle est d'environ un an. Chichester et Getz (1973) établissent que dans la partie septentrionale de l'Amérique du Nord les pontes sont essentiellement déposées à la fin de l'été et en automne. Les contrées méridionales possédant des hivers plus doux peuvent présenter un second pic de ponte au printemps, le cycle devient alors bivoltin. En Belgique (Moens, 1980), la période de plus forte ponte se situe en automne. La reproduction se prolonge par temps doux en hiver et au printemps. En Alsace, l'activité et la croissance des limaces sont ralenties par le gel hivernal ou la chaleur estivale, impliquant un cycle de reproduction monovoltin pour la majorité des animaux. Les pontes s'effectuent principalement en automne. Selon les conditions météorologiques et écologiques, on peut assister à un second pic de ponte printannier plus ou moins réduit. Comme Hunter et Symonds (1971), on observe un chevauchement des deux "cohortes".

b) A. distinctus

A. distinctus est une espèce séparée d'A. hortensis par Davies en 1977. Les données existantes sur sa reproduction sont succintes, mais il est probable que certains travaux effectués avant cette date sur A. hortensis concernent A. distinctus dans l'hypothèse où les populations étudiées ne sont pas mixtes. Selon Davies (1977), A. distinctus présente un cycle annuel. En élevage, les animaux s'accouplent de septembre à janvier et la reproduction est importante de novembre à février. Elle ne s'étend que rarement au delà de la période octobre-mars. D'après les articles antérieurs sur A. hortensis, le cycle est généralement annuel. En Angleterre, la reproduction est continue (Barnes et Weil, 1945 ; Bett, 1960 ; Hunter, 1968 ; Phillipson, 1983). En Belgique (Moens et Van den Bruel, 1960), A. hortensis pond toute l'année sauf en juin et juillet (période où les adultes ont disparu). Selon Hunter (1968) la plupart des individus présente un cycle biologique annuel. Ils naissent vers juillet, croissent durant les 11 mois suivants, deviennent matures et pondent à l'âge d'environ un an. Cependant, quelques uns, nés plus tard ne sont aptes à se reproduire qu'après leur second hiver, mettant presque 2 ans à compléter leur cycle. Dans le sud-est de l'Ecosse (Warley, 1970), la majorité des individus possède un cycle annuel. Ils éclosent entre juillet et

novembre, grandissent pendant l'hiver et le printemps et deviennent matures en avril, mai et juin suivants où ils s'accouplent, pondent et meurent peu après. Il semble que les limaces écloses pendant l'hiver et le début du printemps ne peuvent pas mourir avant le printemps de l'année suivante et ainsi dans quelques cas des individus peuvent nécessiter 18 mois pour devenir matures. En Amérique du Nord (Chichester et Getz, 1973), il existe 2 saisons principales de pontes : l'automne et le printemps. Les pontes d'automne donnent des jeunes qui hibernent et deviennent matures l'automne suivant. Les individus éclos des pontes de printemps se reproduisent au printemps suivant. Phillipson (1983) distingue, en Angleterre, une cohorte d'automne-hiver qui atteint la maturité en 5 à 8 mois et ne vit pas plus de 18 mois et une cohorte de printemps-été qui devient mature en 5 mois et vit pendant environ 12 mois.

A Roeschwoog, le cycle d'A. distinctus semble durer environ un an. Un cycle printannier prend naissance avec les jeunes qui apparaissent en majorité en juin-juillet et jusqu'en septembre (fig. 4). Un cycle secondaire automnal donne des pontes qui éclosent soit en novembre, soit après le froid hivernal, de février à avril. Les animaux issus des pontes de printemps se reproduisent au printemps suivant et meurent vers les mois de juin-juillet. Ceux issus des pontes d'automne pondent au bout d'un an, soit en fin d'année, soit au début du printemps, selon les conditions du milieu, et meurent peu après.

Ces données semblent s'approcher de celles de Davies (1977) par la durée du cycle biologique mais non par celle de la période principale de reproduction, ni par l'existence d'une période de ponte secondaire. L'évolution de l'appareil génital montre des similitudes avec celle observée en Belgique (Moens et Van den Bruel, 1960) laissant supposer que l'espèce étudiée par ces auteurs pourrait être A. distinctus. Comme dans plusieurs régions pour A. hortensis sensu-lato (Bett, 1960 ; Moens et Van den Bruel, 1960 ; Hunter, 1968 ; Warley, 1970) on observe la disparition d'adultes en juin-juillet.

c) Influence des facteurs climatiques

Un cycle de reproduction prolongé sur presque toute l'année et présentant en sus d'une période principale de ponte (en automne chez D. reticulatum, au printemps chez A. distinctus) une période secondaire augmente les possibilités de survie des limaces. Les facteurs climatiques jouent un rôle essentiel sur la durée du cycle et les périodes de pontes. En effet, on observe au sein de la même espèce des différences selon les localités géographiques. Chez D. reticulatum, la reproduction en élevage d'animaux provenant de Roeschwoog ou de Colmar à 20°C, 70% d'humidité relative et 15°C, 90% d'humidité relative (photopériode 12h jour/12h nuit) ne demande parfois que 3 mois et demi pour obtenir une génération, alors qu'à l'extérieur le cycle dure un an. Il est donc possible que dans d'autres régions de France, on puisse reconnaître des cycles de reproduction de durée différente. Bien qu'il y ait un décalage entre les cycles des limaces grises et des limaces noires, les populations d'automne sont essentiellement représentées par des individus de grande taille. Au printemps, on rencontre principalement des jeunes limaces dont l'éclosion s'étale dans le temps en fonction de l'époque de la ponte et vraisemblablement de la profondeur du sol où elles ont été déposées. La forme de survie au gel hivernal la plus fréquente semble être l'oeuf. Les limaces ne pouvant pas toujours s'infiltrer dans le sol en dessous des couches gelées

sont plus vulnérables. Les oeufs de D. reticulatum que nous avons récoltés dans le sol gelé ont éclos normalement et donné des individus viables. En été, les jeunes limaces trouveraient suffisamment d'abris dans les fissures du sol ou la végétation pour traverser les périodes sèches. Ainsi, la sécheresse de l'été 1983 ne semble pas avoir dépeuplé les limaces de Roeschwoog (fig. 1).

5.3. Apport du piégeage

Les études de South (1964) et de Hunter (1968) montrent que la technique du sondage suivie d'un lavage de sol est la plus précise pour estimer les populations de limaces.

A Roeschwoog, les sondages ne permettent pas d'échantillonner une quantité de limaces suffisante pour suivre l'évolution des populations. Ils apportent cependant des informations sur les époques de pontes et la répartition verticale des limaces à l'intérieur de la couche arable.

Les piégeages, combinés avec l'utilisation d'appâts, permettent de recruter l'ensemble des classes d'âge et de reconstituer l'évolution des populations, malgré une sous-estimation de la quantité des jeunes individus (déjà constaté par Hunter, 1968 et Glen et Wiltshire, 1986) et des vides laissés par les périodes d'inactivité. Selon Glen et Wiltshire (1986), les pièges sous-estiment l'effet du brûlage des pailles et du labour sur le nombre de limaces, mais sur-estiment l'impact des granulés de méthiocarbe. Leurs pièges consistent en des soucoupes recouvrant un petit tas de granulés et sont laissés en place pendant une semaine. Ce délai peut expliquer la sur-estimation de l'effet des granulés et la sous-estimation des jeunes limaces mortes qui sont rapidement décomposées. Par contre, nous avons vu que le travail du sol perturbait l'activité de surface des limaces, se traduisant par des captures moins importantes. Ainsi, dans le cas où des pièges sont disposés pour prévoir les attaques de limaces, les périodes succédant une façon aratoire doivent être évitées.

Le piégeage s'avère être une méthode intéressante pour mesurer l'activité des limaces, aspect important dans la protection des cultures. De ce fait, elle possède l'inconvénient d'être tributaire des facteurs qui régissent cette activité, notamment les conditions météorologiques dont il est encore difficile d'obtenir des prévisions exactes. Cependant, les attaques de limaces en grandes cultures surviennent principalement aux jeunes stades, c'est-à-dire à des périodes d'activité maximale des limaces où le piégeage est possible. La corrélation entre cette mesure d'activité et les dégâts observés nécessite d'être précisée, notamment selon la plante cultivée et la nature du sol.

Une étude menée parallèlement montre, d'autre part, que la quantité de limaces piégée dépend non seulement de la nature du piège et de sa durée d'exposition mais également de sa taille sans qu'une relation linéaire entre la surface de piège et la quantité de limaces récoltée puisse être révélée. Il est donc important pour les recherches futures que la méthode de piégeage puisse être standardisée, si des comparaisons doivent être effectuées.

Remerciements :

Nous tenons à remercier Monsieur Pierre-Charles ROBERT, ancien directeur de la Station de Zoologie de l'INRA, COLMAR et Monsieur MOENS de la Station de Zoologie Appliquée de l'Etat, GEMBLOUX, pour leurs conseils, ainsi que Monsieur DE WINTER, du laboratoire d'Entomologie, WAGENINGEN, d'avoir bien voulu identifier des exemplaires du complexe spécifique "A. hortensis".

ABELOOS, M., 1944. Recherches expérimentales sur la croissance : la croissance des Mollusques Arionidés - Bull. biol. Fr. Belg., 78 (3-4) : 215-256.

ACTA, Service Lutte antiparasitaire. Expérimentation campagne 1983-1984, p. 78.

ADAS, Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, 1984. Slugs and snails - 115 : 1-10.

BACKELJAU, T., 1985. A preliminary account of species specific protein patterns in albumen gland extracts of Arion hortensis s.l. (Pulmonata, Arionidae) - Basteria, 49 : 11-17.

BACKELJAU, T., 1985. Estimation of genic similarity within and between Arion hortensis sensu-lato and Arion intermedius by means of isoelectric focused esterase patterns in hepatopancreas homogenates, Mollusca Pulmonata : Arionidae. - Z. Zoologisch. Systematik Evolutionforsch. 23 (1) : 38-49.

BACKELJAU, T. et MARQUET, R., 1985. An advantageous use of multivariate statistics in a biometrical study on the Arion hortensis complex (Pulmonata : Arionidae) in Belgium - Malacological Review, 18 : 57-72.

BACKELJAU, T. et VAN BEECK, M., 1986. Epiphallus anatomy in the Arion hortensis species aggregate (Mollusca, Pulmonata) - Zoologica Scripta, 15 (1) : 61-68.

BARNES, H.F. et WEIL, J.W., 1945. Slugs in gardens : their numbers, activities and distribution. Part 2 - J. anim. Ecol., 14 : 71-105.

BETT, J.A., 1960. The breeding seasons of slugs in gardens - Proc. Zool. Soc. London, 135 : 559-568.

BEYER, N.W. et SAARI, D.M., 1978. Activity and ecological distribution of the slug, Arion subfuscus (Draparnaud) (Stylommatophora Arionidae) - Am. Midl. Nat., 100 (2) : 359-367.

CHICHESTER, L.F. et GETZ, L.L., 1973. The terrestrial slugs of northeastern North America - Sterkiana, 51 : 11-42.

DAVIES, S.M., 1977. The Arion hortensis complex, with notes on A. intermedius Normand (Pulmonata Arionidae) - J. Conch., 29 (4) : 173-187.

DAVIES, S.M., 1979. Segregates of the Arion hortensis complex (Pulmonata Arionidae) with the description of a new species, Arion owenii - J. Conch., 30 (2) : 123-127.

DE WILDE, J.J.A., 1983. Notes on the Arion hortensis complex in Belgium (Mollusca, Pulmonata : Arionidae) - Annls. Soc. r. zool. belg., 113 (1) : 87-96.

DE WINTER, A.J., 1984. The Arion hortensis complex (Pulmonata : Arionidae) : Designation of types, descriptions, and distributional patterns, with special reference to the Netherlands - Zoologische Mededelingen, 59 (1) : 1-17.

FRAIN, J.M. et NEWELL, P.F., 1983. Testing molluscicides against slugs : The importance of assessing the residual poulation. - J. moll. Stud., 49 (2) : 164-173.

FRÜMMING, E., 1942 (et 1954). Biologie der mitteleuropaïschen Landgastropoden - Ed. Duncker & Humblot, Berlin, 440 p.

GETZ, L.L., 1959. Notes on the ecology of slugs : Arion circumscriptus, Deroceras reticulatum and D. laeve - Am. Midl. Nat., 61 : 485-498.

GLEN, D.M. and ORSMAN, I.A., 1986. Comparison of molluscicides based on metaldehyde, methiocarb or aluminium sulphate - Crop protection, 5 (6) : 371-375.

GLEN, D.M. and WILTSHIRE, C.W., 1986. Estimating slug populations from bait-trap catches - British crop protection conference - Pests and diseases, 8c (28) : 1151-1158.

GODAN, D., 1983. Pest Slugs and Snails, Biology and Control - Ed. Springer, Berlin, Heidelberg, New-York, 445 p.

GOULD, H.J., 1962. Trials on the control of slugs on arable fields in autumn - Pl. Path., 11 : 125-130.

GOULD, H.J. et WEBLEY, D., 1972. Field trials for the control of Slugs on Winter wheat - Pl. Path., 21 : 77-82.

HOMMAY, G. et LAVANCEAU, P., 1986. Les différentes espèces de limaces présentes en grandes cultures - Phytoma - Défense des cultures, Février 1986 : 19-22.

HOWITT, A.J., 1961. Chemical control of slugs in orchard grass-ladino white clover in the Pacific Northwest - J. econ. Ent., 54 : 778-781.

HUNTER, P.J., 1967. The effect of cultivations on slugs of arable land - Pl. Path., 16 : 153-156.

HUNTER, P.J., 1968. Studies on slugs of arable ground - Malacologia, 6 (3) : 369-399.

HUNTER, P.J. et SYMONDS, B.V., 1971. The leap - Frogging slug - Nature, 229 : 349.

JUDGE, F.D., 1972. Aspects of the biology of the gray garden slug (Deroceras reticulatum Müller) - Search Agric. (Entomology), 2 (19) : 1-18.

MOENS, R., 1980. Le problème des limaces dans la protection des végétaux - Rev. Agric. Belg., 33 (1) : 117-132.

MOENS, R. et VAN DEN BRUEL, W.E., 1960. Vergelijkende Biologie en schade bij drie Arionidae : Arion rufus L., Arion hortensis Fér., Arion circumscriptus Johnston - Meded. Landbouwhogesch. Opz. Gent., 25 (3/4) : 1399-1411.

PHILLIPSON, J., 1983. Slugs numbers, biomass and respiratory metabolism in a beech woodland-Wytham Woods, Oxford - Oecologia (Berl.), 60 (1) : 38-45.

PRIOR, D.J., 1983. The relationship between age and body size of individuals in isolated clutches of the terrestrial slug Limax maximus - J. exp. Zool., 225 : 321-324.

QUICK, H.E., 1960. British Slugs (Pulmonata : Testacellidae, Arionidae, Limacidae) - Bull. br. Mus. nat. Hist., 6 (3) : 103-226.

RAYNER, J.M. ; BROCK, A.M. ; FRENCH, N. ; GOULD, H.J. ; LEWIS, S., 1978. Further experiments on the control of slugs in potatoes by means of molluscicidal baits - Pl. Path., 27 (4) : 186-193.

ROGER-LEWIS, D.S., 1976. Use of molluscicides for control of slug damage in maincrop potatoes on silt soils - Expl Husb., 31 : 125-134.

ROGER-LEWIS, D.S., 1977. Slug damage in potatoes and winter wheat on silt soils - Ann. appl. Biol., 87 : 532-535.

SOUTH, A., 1964. Estimations of slug populations - Ann. appl. Biol., 53 : 251-258.

STERN, G., 1979. Bilans pondéral et énergétique de croissance et de reproduction chez Agriolimax laevis (Müller). Pulmonata, Limacidae - Bull. Soc. zool. Fr., 104 (2) : 147-160.

THOMAS, D.C., 1944. Discussion on slugs. II Fields sampling of slugs - Ann. Appl. Biol., 31 : 163-164.

VIANEY-LIAUD, M., 1975. La variation pondérale au cours de la croissance de la limace Milax gagates Drap. (Limacidés, Milacinés) - Arch. Zool. exp. gén., 116 : 5-25.

WARLEY, A.P., 1970. Some aspect of the biology, ecology and control of slugs in S.E. Scotland with particular reference to the potato crop - Ph. D. Thesis. University of Edinburgh.

WEBLEY, D., 1964. Slug activity in relation to weather - Ann. appl. Biol., 53 : 407-414.

WEBLEY, D., 1970. Observations on the effet of distribution and numbers of slugs pellets on the catch of slugs - Ann. appl. Biol., 66 : 347-352.

HALIOTIS, 18 (1988) : 75-84.

STRUCTURE ET DEVELOPPEMENT DE LA GLANDE DE L'OVIDUCTE DE LA SEICHE, *SEPIA OFFICINALIS* L.

par

Jean BOISMERY

Laboratoire de Zoologie, Université de CAEN, 14032 CAEN CEDEX, FRANCE.

ABSTRACT: STRUCTURE AND DEVELOPMENT OF THE OVIDUCAL GLAND IN THE CUTTLEFISH *SEPIA OFFICINALIS* L.

The oviducal gland of *Sepia officinalis* L. is situated in the wall of the distal end of the oviduct. During spawning, it secretes the first coast of the egg.

In sexually mature animals, the gland contains numerous laminae constituted by a central layer of connective tissue and two thick glandular walls lined on their luminal sides by a glandular and ciliated epithelium. The glandular cells are mucous cells which secrete neutral glycoproteins; however, some of them, mainly situated at the extremities of the folds, display an acid secretion.

The development of the gland has been examined throughout sexual maturation (subadult phase) which lasts from September till April for cuttlefishes in their 2nd year of life. Prior to this (juvenile phase) the gland remains undeveloped, with a few laminae constitued by two thin ciliated epithelia lining the central layer of the connective tissue. In September, a phase of intense *cell multiplication* (numerous mitoses) takes place in the epithelium, inducing an enlargement of the gland by lenghtening and thickening of the existing laminae together with the formation of new ones. This phase lasts the whole of the autumn.

By early November, the first secretory granules appear, but it is only in December that the *synthesis stage* actually begins: during the whole winter, large amounts of secretion accumulate in the glandular cells, inducing a large increase of weight and bulk of the gland.

RESUME:

La seiche, *Sepia officinalis* L. possède une seule glande de l'oviducte, formation ovoïde annexée à la partie distale de l'oviducte. Lors de la ponte, cette glande forme la première enveloppe de l'oeuf.

Chez l'animal sexuellement mûr, cette glande est constituée de nombreuses lamelles formées d'une épaisse paroi glandulaire et limitées, sur leur face luminale, par un épithélium cilié et glandulaire. Les cellules glandulaires sont de type muqueux, et leur sécrétion de nature glycoprotéique neutre sauf à l'extrémité des lamelles où elle est acide.

Le développement de la glande a été suivi au cours de la maturation sexuelle (phase subadulte). Celle-ci s'effectue entre le mois de septembre et le mois d'avril, lors de la deuxième année de vie de la seiche.

Avant le début de la maturation sexuelle (phase juvénile), la glande, peu developpée, est constituée uniquement de lamelles primaires formées de deux minces couches épithéliales ciliées entourant la trame conjonctive centrale.

Dès le mois de septembre, une *phase de multiplication cellulaire* intense (nombreuses mitoses) affecte l'épithélium glandulaire, provoquant la croissance de la glande, et se poursuivra pendant tout l'automne. De nouvelles lamelles apparaissent, tandis que les lamelles déjà formées s'allongent et épaississent par prolifération cellulaire.

Dès le début du mois de novembre, les premiers grains de sécrétion apparaissent, mais c'est en décembre que s'instaure véritablement la *phase de synthèse* qui va se poursuivre pendant tout l'hiver, et se traduira par une augmentation importante de la glande en poids et en volume.

Mots clés : Glande de l'oviducte, maturation sexuelle, multiplication cellulaire, synthèse glycoprotéique, *Sepia officinalis* L.

Key words : Oviducal gland, sexual maturation, cell multiplication, glycoproteic synthesis, *Sepia officinalis* L.

INTRODUCTION :

Si chez les Céphalopodes, les modalités du développement gonadique sont relativement bien connues, peu de travaux ont été réalisés sur le tractus génital.

Les glandes annexes de l'appareil génital femelle des Céphalopodes Coleoïdés sont des structures dont le fonctionnement est lié plus ou moins directement au processus d'accouplement et à la période de ponte des animaux.

Chez les Octopodes, le tractus génital est pair. Du coelome, qui entoure l'unique ovaire, partent deux oviductes latéraux, portant chacun dans leur partie distale, un renflement plus ou moins sphérique, la glande de l'oviducte.Dans le sous-ordre des Cirrata, la sécrétion de la glande participe à l'élaboration des enveloppes de l'oeuf, alors que pour le sous-ordre des Incirrata, elle intervient uniquement dans la fixation de l'oeuf au substrat. Il faut souligner que toutes les femelles de ce groupe des Octopodes sont dépourvues de glandes nidamentaires (BOLETZKY,1978-1979).

Les femelles du groupe des Décapodes, auquel appartient la seiche *Sepia officinalis* L. , quant à elles, possédent deux ensembles de glandes nidamentaires, les glandes principales, blanches, et les glandes accessoires, corail, à maturité sexuelle.Par contre, suite à l'involution de l'oviducte droit, il n'existe qu'un seul oviducte, à gauche, et donc, une seule glande de l'oviducte.

De nombreux travaux ont été effectués sur le mode de reproduction des Octopodes. Il a ainsi été montré que la fécondation était totalement interne (ORELLI, 1962, MANGOLD-WIRZ, 1963).

Chez les *Eledone*, le mâle place ses spermatophores à proximité immédiate de l'orifice des oviductes, par l'intermédiaire de son bras hectocotyle. Ces sacs spermatiques gagnent directement l'ovaire où les spermatozoïdes se retrouvent à l'état libre, en contact avec les oeufs mûrs. Dans ce groupe, les glandes de l'oviducte ne possèdent pas de spermathèque. La fécondation s'opère donc dans l'ovaire, où il existe, en outre, une possibilité de stockage du sperme (MANGOLD *et al.*, 1971).

Chez les *Octopus*, la fécondation, bien qu'interne, ne s'effectue pas au niveau de l'ovaire, mais au niveau de la glande de l'oviducte, lors du passage des oeufs issus de la gonade (FROESCH et MARTHY, 1975).

L'étude de l'anatomie microscopique de la glande de l'oviducte d'*Octopus vulgaris* a été réalisée par FROESCH et MARTHY (1975). Il en ressort que la glande de l'oviducte est le site de stockage du sperme. Les spermatozoïdes libérés par rupture des spermatophores sont stockés dans des spermathèques qui, associées à deux organes glandulaires, constituent trois compartiments concentriques "enroulés" autour de l'oviducte. Les sécrétions combinées de ces deux organes glandulaires, associées à des sécrétions muqueuses, enveloppent les oeufs fécondés d'une gelée, et en constituent des chapelets. Ces mêmes sécrétions permettent la fixation des pontes sur le substrat, mais ne contribuent pas à l'élaboration de la coquille des oeufs.

En ce qui concerne le groupe des Décapodes, les travaux relatifs aux glandes annexes de l'appareil génital femelle sont bien moins nombreux. Seul RICHARD (1971) en a abordé une description chez la seiche, mais aucune étude cytologique détaillée n'a été réalisée sur ces glandes.

Dans un premier temps, une étude anatomique et cytologique de ces annexes génitales ainsi que la recherche des modalités de leur développement au cours de la maturation sexuelle se sont elles imposées afin de servir de base à notre travail expérimental. Nous rapporterons ici,les résultats concernant la glande de l'oviducte.

Le rôle et le mode d'action de cette glande ont été décrits par RICHARD (1971) : lors de la ponte, l'ovocyte, uniquement revêtu de son chorion, après avoir été libéré dans le coelome génital, s'engage dans l'oviducte, et, au passage, compresserait la glande de l'oviducte, provoquant la libération de la sécrétion qui forme la première enveloppe de l'oeuf

Aucune spermathèque n'a jamais été mise en évidence au sein de cette glande, et ce n'est donc seulement qu'à sa sortie de l'oviducte que l'ovocyte est fécondé par les spermatozoïdes gardés en réserve dans un repli buccal de la femelle, la bourse copulatrice (VIALLETON, 1885).

MATERIEL ET METHODES :

A. MATERIEL :

Les seiches étudiées ont été régulièrement récoltées depuis mai 1985 jusqu'en juin 1987 en Manche Ouest, au large des côtes anglaises en ce qui concerne les périodes hivernales et en baie de Seine, au large de Luc sur Mer pour les périodes printanières et estivales. Dans le premier cas, les animaux étaient chalutés à une profondeur d'environ 80 mètres, alors qu'en baie de Seine, ils étaient soit capturés au casier, soit chalutés à une profondeur de 15 à 18 mètres.

B. METHODES :

Dès leur capture, les seiches sont immédiatement pesées et mesurées. Pour ce dernier point, la longueur dorsale du manteau (D. M. L.) est le critère retenu, selon l'usage international.

-Histologie : L'étude histologique de la glande de l'oviducte a été faite à la fois sur coupes épaisses (inclusion à la paraffine) , et sur coupes semi-fines (inclusion à l'épon).

Pour les coupes à la paraffine, deux fixateurs ont été utilisés : le formol salé à 10 % et le Bouin Hollande. Les pièces sont ensuite incluses dans la paraffine après déshydratation et imprégnation à l'alcool butylique. Les coupes réalisées à 6 µm d'épaisseur sont colorées soit à l'Hématoxyline suivi de picro-indigo-carmin (selon GABE, 1968), soit aux trichromes de MASSON et de PRENANT-GABE (selon GABE, 1968). Des réactions histochimiques ont été réalisées pour mettre en évidence la présence de polysaccharides: A.P.S.-Bleu Alcian (VIALLI, 1956 - MOWRY, 1956), Bleu Alcian - Jaune Alcian (Méthode de RAVETTO, 1964).

Pour les coupes semi-fines, les mêmes méthodes de fixation et d'inclusion que pour les coupes ultra-fines ont été réalisées. Ces coupes sont colorées au Bleu de Toluidine.

-Microscopie électronique à transmission : Les pièces sont fixées à 4°C, pendant 1heure dans une solution de glutaraldéhyde à 4 % dans un tampon au cacodylate de sodium 0,2 M à pH 7,4, additionné de saccharose à 10%. Après rinçage dans ce tampon au cacodylate, elles sont post-fixées au tétroxyde d'osmium à 4% dans un tampon cacodylate 0,4 M à pH 7,3, additionné de sacchrose à 16%. Les pièces sont alors déshydratées avec passage dans l'oxyde de propylène, et incluses soit dans l'épon 812 selon LUFT (1961), soit dans l'E.R.L. 4206, selon SPURR (1969).

Les coupes effectuées à l'ultramicrotome, sont contrastées à l'acétate d'uranyle suivi de citrate de plomb (selon REYNOLDS, 1963).

RESULTATS :

A- STRUCTURE DE LA GLANDE DE L'OVIDUCTE ADULTE :

1 - Anatomie microscopique :

Chez la seiche adulte (fig.1), la glande de l'oviducte est un organe impair, bilobé, allongé, qui constitue un bourrelet de deux à trois cm de longueur, enserrant l'extrémité de l'oviducte. Une gaine conjonctive, parcourue par de nombreux vaisseaux sanguins et très riche en fibres de collagène enrobe l'ensemble de la glande et émet dans la lumière centrale des lamelles ou plis d'ordre primaire, régulièrement disposées les unes sur les autres et réparties en plusieurs massifs qui confèrent à l'ensemble une symétrie axiale. L'oviducte, issu du coelome génital, pénètre la masse glandulaire

par son extrémité ventrale postérieure et la traverse longitudinalement en s'insinuant entre les massifs lamellaires qui donnent à la glande son aspect strié, visible à l'œil nu.

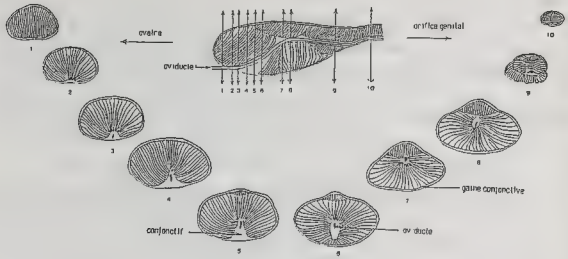


Fig. 1: Coupe longitudinale et coupes transversales de la glande de l'oviducte chez *Sepia officinalis* L.

2 - Histologie :

Les lamelles, d'une épaisseur moyenne de 200 µm, sont constituées d'une trame conjonctive centrale, bien vascularisée et recouverte d'un épithélium glandulaire. Ce dernier montre une disposition régulière de cellules glandulaires alignées le long d'axes secondaires, disposés en chevrons de part et d'autre de la lame basale. Chez l'animal mûr, un tel axe secondaire porte une quarantaine de cellules glandulaires allongées, dont la taille est de l'ordre d'une trentaine de µm. Ces cellules possèdent un gros noyau basal de 7 à 10 µm de diamètre. Le reste du volume cellulaire est occupé par les grains de sécrétion de formes et de tailles variées qui s'entassent les uns contre les autres. Le diamètre de ces grains varie de 1 à 5 µm.

A la périphérie des lamelles, se place une assise régulière de cellules ciliées dotées chacune d'un gros noyau d'une quinzaine de µm environ. A maturité, les extrémités des cellules glandulaires s'immiscent entre ces cellules ciliées et les grains de sécrétion viennent s'accumuler au niveau des cils, avant d'être libérés dans la lumière de la glande.

B - DEVELOPPEMENT :

La différenciation des annexes génitales glandulaires de la seiche femelle est précoce. Elle précède la différenciation sexuelle puisque ces glandes apparaissent chez l'embryon alors que les gonies sont encore indifférenciées (LEMAIRE et RICHARD, 1970).

1- Phase Post-Embryonnaire :

A l'éclosion, vers le mois d'août, la petite seiche mesure de 5 à 7 mm. La glande de l'oviducte est une formation tubulaire apparaissant comme un petit renflement sur l'oviducte.

2- Phase Juvénile :

Durant toute la première année d'existence du seichon, la glande de l'oviducte, tout comme les glandes nidamentaires principales et accessoires, n'évolue pas et reste à un stade non fonctionnel.

La glande, enrobée de sa gaine conjonctive, présente un empilement de lamelles rayonnantes, régulièrement étagées, dotées de leur trame conjonctive axiale, déjà bien vascularisée (fig. 2). L'épithélium glandulaire est réduit à une mince couche de cellules de deux types, soit glandulaire, soit cilié, serrées les unes contre les autres, remarquables par leur rapport nucléocytoplasmique élevé.

3 - Phase Sub-Adulte :

Lorsque les seiches atteignent une quinzaine de centimètres, à l'âge de 13-14 mois, au mois de septembre, la glande de l'oviducte subit un profond remaniement et une restructuration cellulaire complète, qui vont se prolonger tout au long de l'hiver pour s'achever au printemps - début de l'été. A ce moment, alors que les seiches femelles ont environ deux ans, elles atteignent leur maturité génitale et les glandes annexes seront aptes à libérer leurs produits de sécrétion, lors de la ponte ovarienne.

En ce qui concerne la glande de l'oviducte, ce développement observe cinq étapes caractéristiques :

- Phase de multiplication cellulaire intense.
- Apparition d'une ébauche de structuration.
- Développement et organisation très actifs des nouvelles structures cellulaires (octobre).
- Apparition des toutes premières sécrétions (novembre).
- Synthèse intense des produits de sécrétion dans une glande ayant acquis de façon quasi définitive ses structures. A compter du mois de décembre jusqu'au printemps, accumulation de ces produits de sécrétion jusqu'au développement maximal de l'ensemble glandulaire.

* Phase de multiplication cellulaire : L'allure générale de la glande reste juvénile, mais l'épithélium glandulaire se développe et s'épaissit du fait de cette prolifération cellulaire. Nous aboutissons à une situation de profond remaniement au sein des lamelles où les cellules s'entassent les unes contre les autres (fig. 3). Parallèlement, le nombre de lamelles augmente, soit par bourgeonnement d'origine périphérique, soit par dédoublement de plis primaires déjà existants (fig. 4). Cette période se traduit donc par un double phénomène:

- Complexité accrue des structures.
- Croissance en taille et en poids de la glande.

* Apparition d'une ébauche d'organisation (fig. 5)- L'étape de multiplication cellulaire se prolonge fin septembre - début octobre et un début de structuration se manifeste. A partir de la lame de conjonctif se différencient de fins prolongements d'ordre secondaire sur lesquels va s'organiser un début d'alignement de certaines cellules glandulaires. Une structure ramifiée en "épis" ou "chevrons" se met en place. Une assise de cellules ciliées commence également à apparaitre en bordure de la lamelle. Le déploiement de ces futures structures secondaires provoque un épaississement sensible de l'épithélium et les lamelles continuent parallèlement à s'allonger comme en témoignent les fortes concentrations cellulaires visibles à leur extrémité distale. Cette croissance centripète se retrouve, identique, au niveau des bourgeons lamellaires issus de la gaine conjonctive périphérique de la glande.

Le mode de croissance et de développement de la glande a été en partie élucidé par l'observation de la fusion, dans la lumière centrale de la glande, des extrémités distales de deux lamelles d'origine périphérique opposée,

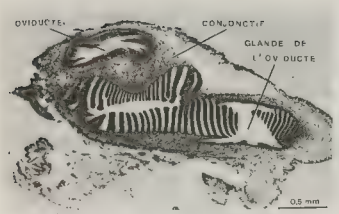


Fig. 2 Aspect de la glande de l'oviducte juvénile (selchon de 10 cm).

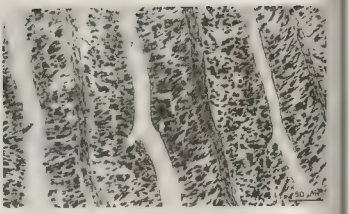


Fig. 3 Prolifération cellulaire – Bourgeonnement.

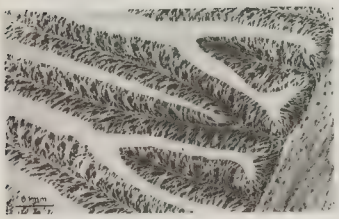


Fig. 4 Bourgeonnement et dédoublement de lamelles.

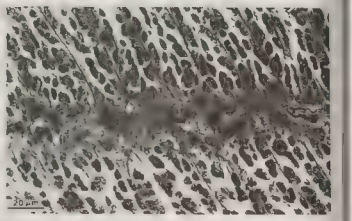


Fig. 5 Différenciation d'axes secondaires
Début d'alignement des cellules glandulaires.

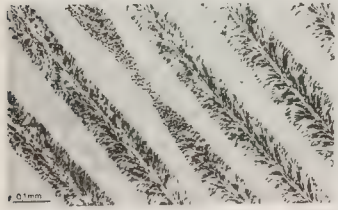


Fig. 6 Fusion de deux lamelles

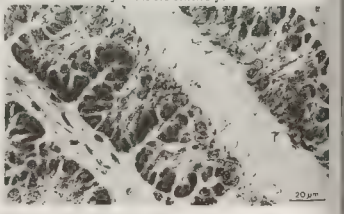


Fig. 7 Structure définitive d'une lamelle.

Fig. 8 Mucocytes de l'extrémité lamellaire.

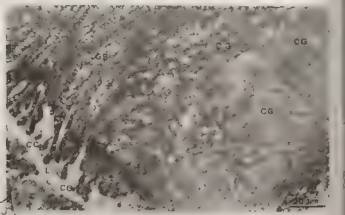


Fig. 9 Structure lamellaire à maturité.

BIBLIOTHEQUE MUSEUM PARIS

donnant ainsi naissance à une seule et unique structure, traversant de part en part la lumière glandulaire (fig. 6).

* Mise en place active des structures glandulaires : Au mois d'octobre, chez des individus alors âgés de 14 - 15 mois, et ayant atteint la taille moyenne de 17 cm, ces mêmes phénomènes de bourgeonnement, dédoublement, ou fusion de lamelles, continuent de se manifester. La glande est alors en pleine période de croissance.

La mise en place des structures secondaires est de plus en plus prononcée. Les "chevrons" ont évolué en véritables plis secondaires, bien individualisés et se différenciant de façon générale perpendiculairement à l'axe lamellaire. L'allure générale de la glande commence à perdre son aspect juvénile.

Les plis secondaires sont encore relativement courts. Ils ne portent encore qu'une vingtaine de cellules glandulaires non encore fonctionnelles, mais bien alignées, et, étant encore relativement peu écartés les uns des autres, contribuent, par l'accolement de leurs cellules respectives à garder un aspect compact à l'ensemble lamellaire. La bordure de cellules ciliées est désormais bien en place et les cils sont bien développés, pas suffisamment cependant pour relier les lamelles les unes aux autres (fig. 7).

* Apparition des premières sécrétions. Poursuite de l'organisation structurale de la glande : En novembre, les seiches âgées de 15 mois en moyenne, atteignent 18 cm. Leurs structures glandulaires sont désormais bien installées. La majorité des lamelles a achevé sa croissance en longueur. Outre les cas de fusion déjà décrits, certaines de ces lamelles gardent libre dans la lumière de la glande, leur extrémité distale. Dans ce cas, la forte concentration cellulaire apicale confuse a disparu pour être remplacée par un agencement cellulaire très clair :

- les cellules ciliées constituent toujours une bordure périphérique régulière.

- l'épithélium glandulaire présente de multiples et volumineuses cellules à allure vésiculeuse et à sécrétion mucopolysaccharidique acide (Fonctions hydroxyle et carbonyle) (Bleu Alcian +) (fig.8).

Dès la première quinzaine de novembre, apparaissent, au niveau de citernes du reticulum endoplasmique granuleux, les tout premiers grains de sécrétion de nature polysaccharidique neutre (A.P.S. +). Ces grains s'accumulent peu à peu à la périphérie de la lamelle en s'insinuant progressivement entre les cellules ciliées.

Le développement des plis secondaires est pratiquement achevé. Chacun d'eux est porteur d'une quarantaine de cellules glandulaires. Les lamelles s'affrontent désormais par leurs bordures ciliées.

Mentionnons cependant qu'il existe des animaux dont la glande de l'oviducte commence à synthétiser des grains de sécrétion, alors que la croissance tissulaire n'est pas encore totalement achevée (bourgeonnements et dédoublements toujours présents, liaisons ciliées non établies entre les lamelles).

* Synthèse massive des produits de sécrétion : En décembre, l'agencement cellulaire est achevé. Toutes les structures sont en place. Les lamelles sont désormais toutes en contact les unes avec les autres par leurs bordures ciliées. La synthèse des grains de sécrétion A.P.S. + est active. Les cellules glandulaires en sont emplies et provoquent de ce fait, l'écartement des plis secondaires les uns des autres. Il y a distention des structures, d'où une augmentation en volume et en poids de l'ensemble glandulaire.

La structure particulière et la nature des extrémités libres des lamelles se confirment. Il s'agit bien de mucocytes, dont la sécrétion mucopolysaccharidique acide forme des mailles lâches.

4 - Phase adulte :

Dès le mois de février, alors que les seiches mesurent en moyenne 19 cm, les grains, continuant de s'insinuer entre les cellules ciliées, à la périphérie de l'épithélium glandulaire, en bousculent l'assise régulière (fig. 9). Le transport des produits de sécrétion s'effectuerait par l'intermédiaire des cils qui les capteraient dès leur libération dans la lumière

glandulaire. L'accumulation des produits de sécrétion va se poursuivre jusqu'en juin, période de ponte, où la glande atteindra alors son volume maximal.

DISCUSSION - CONCLUSION :

Si, anatomiquement, il existe de grosses différences entre la glande de l'oviducte décrite par FROESCH et MARTHY (1975) chez le poulpe commun *Octopus vulgaris* et son homologue chez la seiche*Sepia officinalis*, nos résultats concernant la structure histologique de cette glande font état d'une analogie remarquable entre les deux espèces. En faisant abstraction des spermathèques absentes chez la seiche et des deux compartiments glandulaires décrits chez *Octopus* qui se résument à un seul chez *Sepia* , la structure purement glandulaire est tout à fait comparable.

Nous retrouvons chez le poulpe, un épithélium glandulaire constitué de deux types cellulaires, des cellules glandulaires dont le noyau est basal et des cellules ciliées à noyau proche du bord de l'épithélium. La même identité se retrouve dans la nature mucopolysaccharidique des sécrétions, et dans leur origine commune au niveau de citernes du réticulum endoplasmique granuleux. L'originalité réside, en fait, dans le rôle de la sécrétion, puisque chez *Octopus vulgaris*, cette gelée qui enrobe les oeufs, durcit au contact de l'eau de mer pour constituer un ciment qui fixera la ponte au substrat, alors que chez *Sepia officinalis*, elle constitue la première enveloppe protectrice de l'oeuf.

Outre cette première enveloppe, l'oeuf reçoit également à sa sortie de l'oviducte les sécrétions des deux glandes nidamentaires principales qui compiètent sa protection, ce que montrent également les résultats de ATKINSON (1983) sur le calmar. Nos premières études ont confirmé les observations de RICHARD (1971) quant à la similitude des structures des deux annexes génitales, les glandes nidamentaires principales et la glande de l'oviducte. Il existe également dans les premières citées, la structure lamellaire observée dans la seconde, avec la même organisation de cellules glandulaires et de cellules ciliées. Les phases de développement sont tout à fait analogues, avec tout d'abord, une étape de multiplication cellulaire suivie d'une phase de synthèse des produits de sécrétion, dont, dès à présent, la nature mucopolysaccharidique est établie. Il faut également souligner que la maturation des deux types glandulaires est synchrone.

Cette étude concernant les modalités de développement de la glande de l'oviducte, doit être mise en parallèle avec les résultats concernant la maturation ovarienne. Il est intéressant de suivre simultanément la chronologie des différentes étapes de la maturation, de la gonade et de l'annexe génitale.

BAKHAYOKHO (1980), a montré une évolution parallèle du rapport nidamento - somatique et du rapport somatique. La croissance pondérale des glandes annexes (glandes nidamentaires et glande de l'oviducte) présente une forte corrélation (0,92) avec celle de la gonade (NAJAI, 1983).

Les travaux concernant la maturation ovarienne chez la seiche sont nombreux: RICHARD, (1971), RICHARD et DHAINAULT (1973), RICHARD et LEMAIRE (1975), DHAINAULT et RICHARD (1976), puis plus récemment MEDHIOUB (1986) qui s'est intéressée aux seiches vivant en Manche et fréquentant le littoral normand au printemps et en été. De ces travaux ressort la subdivision de la maturation ovarienne en deux périodes. Au début, a lieu une phase de prévitellogènèse, qui, après un stade de multiplication intense des cellules folliculaires voit s'agencer celles - ci en cordons au sein du cytoplasme ovocytaire. La seconde étape est la vitellogénèse en elle même, c'est à dire la synthèse du vitellus. L'analogie avec la maturation de la glande de l'oviducte est manifeste avec l'enchainement de deux mêmes processus, prolifération cellulaire suivie d'une phase de synthèse avec une période mixte plus ou moins longue correspondant à un début de synthèse alors que l'agencement cellulaire n'est pas encore totalement réalisé.

Sur les côtes normandes, la prévitellogénèse ne débute réellement qu'au mois de septembre, chez des individus âgés d'environ 13 mois (MEDHIOUB, 1986) et ceci en synchronisme parfait avec le déclenchement de la prolifération cellulaire au sein de la glande de l'oviducte. Les premiers grains de sécrétion apparaissent dans cette dernière au mois de novembre, mais ce n'est qu'en décembre, alors que la prévitellogénèse est la plus intense que débutent les premières synthèses de vitellus dans l'ovaire. Cette vitellogénèse n'est maximale qu'en février - mars avec l'apparition des premières seiches mûres, alors que le développement optimal de la glande de l'oviducte se situe dès janvier. Il semble donc exister un léger décalage dans le temps en faveur de la maturation de la glande de l'oviducte, qui prendrait de vitesse, progressivement, celle de l'ovaire. Nous étions déjà parvenus à une telle conclusion en nous basant sur des données biométriques (BOISMERY, 1985).

Il est établi (WELLS et WELLS, 1959 - RICHARD, 1970, 1971 - O'DOR et WELLS, 1973) que chez les Céphalopodes, l'ovogénèse est soumise à un contrôle endocrine faisant intervenir les glandes optiques, qui ont, en particulier, une action sur la synthèse protéique des cellules folliculaires (WELLS *et al.*, 1975). La simultanéité du déclenchement des maturations respectives de l'ovaire et de la glande de l'oviducte, donc des annexes génitales en général, tout comme la similitude des phases de développement montrent combien gonade et annexes glandulaires sont liées. L'éventualité d'un contrôle endocrine de la maturation de ces glandes du tractus génital femelle a été étudiée par TAKI (1944), WELLS (1960), WELLS et WELLS (1969) et RICHARD et LEMAIRE (1975). Les premiers résultats montreraient que le contrôle exercé par les glandes optiques sur le développement des glandes annexes serait régulé par une action en "feed - back" négatif de l'ovaire sur ces mêmes glandes optiques. Il reste encore de nombreux points à éclaircir quant aux modalités réelles de ce contrôle.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES :

ATKINSON, B.G., 1983. Squid Nidamental Gland Extract: Isolation of a Factor Inhibiting Ciliary Activity. J. Exp. Zool., 184: 335 - 340.

BAKHAYOKHO, M., 1980. Pêche et biologie des Céphalopodes exploités sur les côtes du Sénégal. Thèse Doct. 3eme cycle: Univ. Bretagne Occidentale: 119 p.

BOISMERY, J., 1985. Structure et développement des glandes annexes du tractus génital de la seiche *Sepia officinalis* L. Rapport D.E.A., Univ. CAEN.

BOLETZKY, S.V., 1978 - 1979. Nos connaissances actuelles sur le développement des Octopodes. Vie et Milieu, XXVIII - XXIX (1, sér. A B): 85 - 120.

DHAINAULT, A., et RICHARD, A., 1976. Vitellogénèse chez les Céphalopodes Décapodes. Evolution de l'ovocyte et des cellules folliculaires au cours de la maturation génitale. Arch. Anat. Microsc.,65:183-208.

FROESCH, D., et MARTHY, H. J., 1975. The structure and function of the oviducal gland in Octopods (Cephalopoda). Proc. R. Soc. Lond. B., 188: 95 - 101.

GABE, M., 1968. Techniques histologiques. Masson et Cie, Paris: 1113 p.

LEMAIRE, J., et RICHARD, A., 1970. Evolution embryonnaire de l'appareil génital. Différenciation du sexe chez *Sepia officinalis* L.. Bull. Soc. Zool. France, 95: 475 - 478.

LUFT, J.H., 1961. Improvements in epoxy resin imbedding methods. J. Biophys. Biochem. Cytol., 9: 409-414.

MANGOLD - WIRZ, K., 1963. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. Vie et Milieu, supp. 13: 285 p.

MANGOLD - WIRZ, K., BOLETZKY, S.V., et FROESCH, D., 1971. Reproductive biology and embryonic

development of *Eledone cirrosa* (Cephalopoda - Octopoda). Marine Biology, 8 (2): 109 - 117.

MEDHIOUB, A., 1986. Etude de la croissance et du cycle sexuel de la seiche (*Sepia officinalis* L.) des côtes normandes. Thèse Doct. 3ème cycle. Univ. Caen: 117 p.

MOWRY, R. W., 1956. Alcian Blue technics for the histochemical study of acid carbohydrates. J. Histochem. Cytochem., 4: 407 - 408.

NAJAI, S., 1983. Contribution à l'étude de la biologie des pêches des Céphalopodes de Tunisie. Application à l'espèce *Sepia officinalis* Linné, 1758. Thèse Doct. 3ème cycle. Univ. Biol. Mar. Tunis.

O'DOR, R. K., et WELLS, M. J., 1973. Yolk protein synthesis in the ovary of *Octopus vulgaris* and its control by the optic gland gonadotropin. J. Exp. Biol., 59: 665 - 674.

ORELLI, M. von, 1962. Die Ubertragung der Spermatophore von *Octopus vulgaris* und Eledone (Cephalopoda). Rev. Suisse Zool., 69: 193 - 202.

REYNOLDS, E. S., 1963. The use of lead citeate of high pH as an electron opaque stain electron microscopy. J. Cell. Biol., 17: 208 - 212.

RICHARD, A., 1970. Différenciation sexuelle des Céphalopodes en culture *in vitro*. Année Biologique, 9 (7/10): 409 - 415.

RICHARD, A., 1971. Contribution à l'étude expérimentale de la croissance et de la maturation sexuelle de *Sepia officinalis* L. (Mollusque - Céphalopode). Thèse Doct. Sci. Nat., Univ. Lille: 264 p.

RICHARD, A., et DHAINAULT, A., 1973. Evolution des cellules folliculaires au cours de l'ovogénèse de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). Note préliminaire. C. R. Acad. Sc. Paris,t.277: 2185-2188

RICHARD, A., et LEMAIRE, J., 1975. Détermination et différenciation sexuelles chez la seiche *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 39 suppl.: 574 - 594.

SPURR, A. R., 1969. A low viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. J. Ultrastruct. Res., 26: 31 - 43.

TAKI, I., 1944. Studies on *Octopus* (2). Sex and genital organ. Jap. J. Malacol. (Venus),13: 267-310.

VIALLETON, L., 1885. Sur la fécondation chez les Céphalopodes. C. R. Acad. Sc. Paris, 101: 619 - 621.

WELLS, M. J., 1960. Optic glands and the ovary of *Octopus*. Symp. Zool. Soc. Lond., 2: 87 - 107.

WELLS, M. J., 1964. Hormonal control of sexual maturity in Cephalopods. Bull. Nat. Sc. India, 27: 61-77.

WELLS, M. J., et WELLS, J., 1959. Hormonal control of sexual maturity in *Octopus*. J. Exp. Biol.,36: 1-33.

WELLS, M. J., et WELLS, J., 1969. Pituitary analogue in the *Octopus*. Nature, 222 (5190): 293 - 294.

WELLS, M. J., O'DOR, R. K., et BUCKLEY, S. K. L., 1975. An *in vitro* bioassay for a Molluscan Gonadotropin. J. Exp. Biol., 62: 433 - 446.

HALIOTIS, 18 (1988) : 85-98.

ACTION DE LA TEMPERATURE SUR LE CYCLE DE REPRODUCTION DE *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS) ETUDE "IN SITU" ET AU LABORATOIRE

par

A.L. TOURARI, C. CROCHARD et J.C. PIHAN

Laboratoire d'Ecologie, 1 Rue des Récollets, 57000 METZ (France)

ABSTRACT : TEMPERATURE EFFECTS ON REPRODUCTIVE CYCLE OF THE FRESHWATER MUSSEL *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS) "IN SITU" AND IN LABORATORY STUDIES

The histological and cytochemical caracteristics of sexual maturation in *Dreissena polymorpha* are described. Studies were carried out on the animals exposed "in situ" to different thermal cycles. Laboratory experiments of thermal shocks were studied. $\Delta\theta$ of +2, +5 and +10°C during 15 days were carried out on different periods of annual cycle. Control temperature was temperature of origin station. Mortality varied among experiments but did not exceed 4%. In period of sexual resting stage, the temperature of 8°C ($\Delta\theta$ = +5°C) allows a recovery of gametogenesis and regression of intrafollicular storage tissue. There were no significant differences between the mussels maintained at 15 and 20°C, in initiation of gametogenesis. Both groups presented the same gametogenic process, and showed some mature gamets in regard to control (at 10°C), the major part of gonad was heterogenous. Interfollicular tissue disappeared. All the animals which undergo thermal shocks, spawned a part of their gamets content, in ripe stage. In spawned stage, animals maintained at 30°C presented a fatty degeneration of oocytes in more than 30%, some histopathological cases were observed. Otherwise, at 35°C the mortality was found 100%.

RESUME :

Les caractéristiques histologiques et cytochimiques des processus de la maturation sexuelle chez *Dreissena polymorpha* ont été décrites chez les animaux subissant des cycles thermiques différents "in situ". Les effets de chocs thermiques de +2, +5 et +10°C sont étudiés au laboratoire pendant des périodes de 15 jours et à divers moments du cycle annuel. La température de base correspond à celle du milieu d'origine. Les taux de mortalité, variables selon les lots n'ont pas dépassé 4%. Un $\Delta\theta$ de +5°C élevant la température à 8°C, pendant la période de repos sexuel a permis la reprise du processus gamétogénétique, avec une régression du tissu de réserve intratubulaire. Les moules maintenues à 15 et 20°C au début de la gamétogenèse ne présentaient pas de différence significative par rapport aux témoins si ce n'est quelques maturations de gamètes ; la gonade étant inégalement développée. Le tissu intertubulaire est abondant, accompagné d'une disparition du tissu de réserve. Tous les animaux ayant subi les chocs thermiques au stade de la maturité sexuelle, ont émis une partie de leurs gamètes contrairement aux témoins. Au stade de l'émission des gamètes, chez les animaux maintenus à 30°C, on a constaté une dégénérescence lipidique affectant plus de 30% des ovocytes, des cas histopathologiques ont été observés. Par ailleurs à 35°C la mortalité atteint tous les animaux.

Mots clés : *Dreissena polymorpha*, cycle de reproduction, température du milieu, chocs thermiques.

Key words : *Dreissena polymorpha*, reproductive cycle, medium temperature, thermal shocks.

INTRODUCTION

La physiologie des organismes est étroitement liée aux conditions du milieu dans lequel ils vivent. Les variations de ces conditions, qu'elles soient naturelles ou imputables à l'activité humaine, peuvent altérer leur métabolisme. Pour ce qui est de la reproduction, les facteurs de l'environnement, parmi lesquels la température "Cravens (1981) ; Harrelson

et Cravens (1986)" sont susceptibles de déterminer des modifications intéressant les cellules germinales et(ou) les modalités du cycle sexuel (durée et rendement).

Chez les mollusques, différentes étapes dans le déroulement du cycle ont été proposées "Lubet (1959) ; Lucas (1965) ; Seed (1969) ; Kennedy (1977) ; Kelley et al. (1982) ; Braley (1984) ; Brousseau (1984) et Gustafson et al. (1987)". Après comparaison, nous avons retenu deux nomenclatures du cycle génital de *Mytilus edulis* établies par Lubet (1959) et Seed (1969) (tableau I) pour décrire le cycle de *Dreissena polymorpha*. Cette espèce représente le mollusque d'eau douce dont la physiologie de la reproduction est la plus proche de celle de la moule marine.

Chez les poïkilothermes, bien que l'on dispose de peu de travaux relatifs à l'influence thermique sur le cycle sexuel, il a été montré que la température de l'eau agit sur la gamétogenèse et la durée du cycle de reproduction des mollusques marins "Lubet (1981) ; Lubet et al. (1986) et Mac Donald et al. (1986)". Les travaux étudiant l'action de la température sur la gamétogenèse des mollusques dulçaquicoles sont particulièrement peu nombreux. Si leur importance commerciale est nulle, ces organismes apportent des renseignements écotoxicologiques précieux quant aux perturbations des milieux d'eau douce.

Tableau I : Comparaison bibliographique des nomenclatures du cycle sexuel chez *Mytilus edulis* avec la classification proposée pour *Dreissena polymorpha*.

ECHELLE DE LUBET (1959)			ECHELLE DE SEED (1969)		Echelle adoptée pour la Dreissène	
					Sexe femelle	Sexe mâle
STADE 0	Repos sexuel		STADE 0		STADE 0	
I	Multiplication des gonies		I		STADE IA	
II	Gamétogenèse (début)		II	STADES DE DEVELOPPEMENT	IA Fr 5	IB
III	A_1	Gamétogenèse achevée	III		IA 8	II
	A_2	Emission possible des gamètes	IV		IA Fond 5	III
			V			
	B	Ponte ou spermiation est en lieu	IV	STADES DE PONTE	Emission des gamètes (E)	
			III			
			II			
	C	Restauration de la gonade	I			

Pour appréhender les effets de la pollution thermique, nous avons choisi la fonction reproductrice comme critère physiologique. Basée sur l'examen microscopique du tissu gonadique, la fréquence et la durée de la ponte, nous avons établi "in situ" la chronologie de référence du cycle de reproduction.

En laboratoire, nous avons soumis des dreissènes, pendant 15 jours à des écarts thermiques de +2, +5 et +10°C à quatre époques du cycle annuel ; la température de base étant celle de la rivière au moment du prélèvement.

MATERIELS ET METHODES

Compte tenu des objectifs fixés, la station témoin retenue est celle du canal de prise d'eau de la centrale thermique E.D.F. de "LA MAXE", implantée sur la rive gauche de la Moselle à environ 10 km au Nord-Est de la ville de METZ (fig. 1). Dans un travail antérieur "Tourari (1985)", cette station a également servi de point témoin par rapport à la station de rejet d'eau chaude.

Les animaux témoins sont placés dans des cages en matière plastique adaptées à ce faciès, immergées environ à 200 mètres en amont du point de pompage. Pour l'expérimentation

en laboratoire, les spécimens de *Dreissena polymorpha* prélevés à la station témoin sont répartis en quatre lots de 20 sujets de 18 à 20 mm (âgés d'environ deux ans), placés dans des bacs de 45 litres et acclimatés 48 heures à la température choisie (3°, 5°, 8°, 10°, 12°, 13°, 15°, 20°, 22°, 25° et 30°C). Celle-ci est maintenue constante pendant la durée d'expérience (15 jours). La circulation d'eau est assurée dans chaque bac par des pompes d'un débit de 6 litres/min. L'oxygénation à saturation est obtenue par des pompes à air ; la pénombre est permanente.

Pour régler le problème du facteur trophique, nous avons préféré utiliser l'eau du site renouvelée toutes les 48 heures. Après la phase d'acclimatation, deux échantillons de 10 individus, destinés aux études histologiques, sont prélevés dans chaque lot, après huit et quinze jours.

La bosse de Polichinelle est prélevée dans chaque spécimen et fixée au Bouin-Hollande. L'inclusion est faite dans la paraffine à 56°C après déshydratation par les alcools et passage dans le toluène. Le prélèvement est débité en coupes sériées de 7 µm d'épaisseur. Pour l'examen topographique, la coloration pratiquée est celle du trichrome de Masson. La vitellogenèse fait plus particulièrement l'objet d'une recherche des lipides (Osmiophilie et noir soudan), des glucides (acide périodique de Schiff-AFS), du glycogène (APS-dimedon et carmin de Best) et des protides (Méthode de Hartig-Zaccharias).

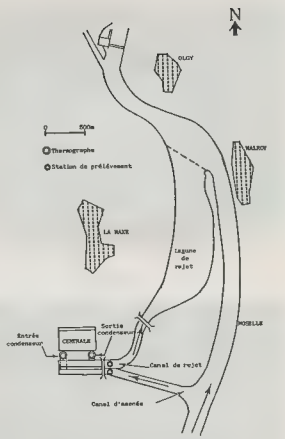


Figure 1 : Localisation des stations d'étude en Moselle. Site de "La Maxe".

RESULTATS

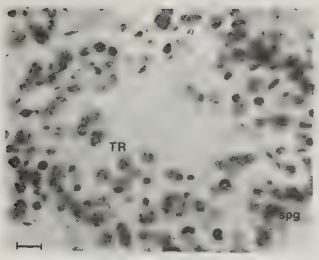
1. Définition des stades adoptés pour la nomenclature du cycle génital de *Dreissena polymorpha* (fig. 2)

Les classifications antérieurement proposées par les auteurs ont été modifiées et adaptées à la dreissene. Mis à part trois stades communs, les deux premiers (0 et IA) et le dernier (E), notre nomenclature diffère pour les mâles et les femelles :

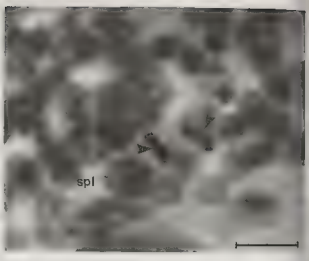
- Stade 0 : "repos sexuel apparent" (Fin d'été à début d'hiver)

On assiste à l'élaboration du tissu de réserve intratubulaire. Ce phénomène commence peu après l'émission des gamètes. La gonade est réduite en hiver à de très petits tubules génitaux à la périphérie desquels on distingue des gonies et qui sont séparés par un tissu interstitiel à nombreuses cellules riches en glycogène (Planches 1.a et 2.a). Les ovocytes non émis subissent une dégénérescence lipidique et les macrophages envahissent les tubules.

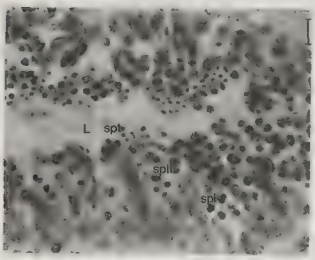
Le tissu interstitiel d'abord lacuneux se développe en fin du stade 0.



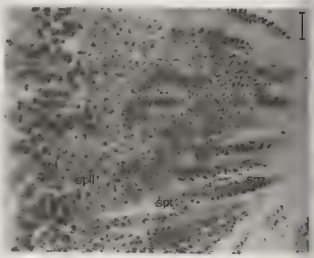
a



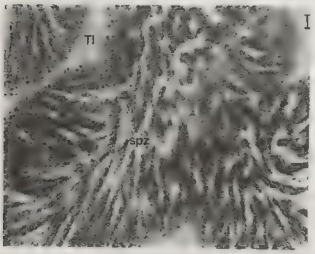
b



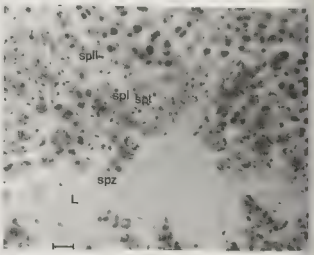
c



d



e



f

Planche **1** : Microphotographies des stades sexuels chez le mâle. a.st 0 ; b.st IA ; c.st IB ; d.st II ; e.st III ; f.st E. L : Lumière du tubule ; Mitoses goniales (flèches). Sg : Spermatogonie ; SpI : Spermatocyte I ; SpII : Spermatocyte II ; St : Spermatides ; Spz : Spermatozoïdes ; T.R. : Tissu de Réserve.
Par convention le tiret représente toujours 10 µm

- Stade IA : "Initiation de la gamétogenèse" (Mi-janvier à mi-février)

Après la période hivernale, lorsque les eaux se réchauffent, il y a reprise de l'activité gamétogénétique. On assiste à des mitoses goniales. Chez les mâles, les spermatocytes I entrent en prophase réductionnelle de la meïose (Pl. 1.b). Chez les femelles les ovocytes primaires commencent leur accroissement et atteignent un diamètre de 15 à 20 µm avec un noyau de 6 à 7 µm. Les sections des tubules ovariens sont obstruées par le réseau des cellules de réserve (fig. 4b).

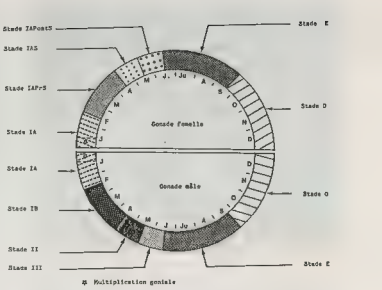


Figure 2 : Cycle sexuel de *Dreissena polymorpha*.

Commencent ensuite les phases de développement et de maturation pour lesquelles nous distinguerons le cas de la gonade mâle et celui de la gonade femelle.

a) Gonades mâles

- Stade IB : "Meïose" (Mi-février à mi-avril) (Pl. 1.c)

Au cours de ce phénomène de meïose se produit la réduction chromatique ; il y a apparition des premiers stades de la spermatogenèse : spermatocytes I et II puis des premières spermatides.

- Stade II : "Spermiogenèse" (Mi-avril à mi-mai)

L'épaisseur de la paroi des tubules spermatiques montre une augmentation due à la multiplication du nombre des spermatides et à l'apparition des spermatozoïdes. L'évolution est centripète, c'est-à-dire que l'on observe la succession des différentes étapes de la lignée germinale, de la périphérie vers le centre des tubules (Pl. 1.d).

- Stade III "Etat de maturité" (Mi-mai à mi-juin)

Les tubules spermatiques ne laissent qu'une place très restreinte au tissu interstitiel. Ils montrent une réduction du nombre des premières étapes de la spermatogenèse, les spermatocytes I et II sont rares, ce qui signifie une interruption des poussées spermatogénétiques. Les spermatozoïdes disposés en travées rayonnantes, occupent presque toute la lumière des tubules (Pl. 1.e).

b) Gonades femelles

- Stade IA de "Présynthèse" IA Prs (Mi-février, mi-avril)

Il correspond au début d'accroissement des ovocytes sans dépôt de vitellus. Ces ovocytes présynthétiques font saillie dans la lumière des tubules, leur cytoplasme, homogène, est fortement basophile ; le noyau est acidophile. Des cellules claires appartenant vraisemblablement à la lignée somatique, bouchent la lumière des tubules. Les ovocytes atteignent un diamètre de 45 µm dans leur plus grand axe, le noyau mesure 15 µm (Pl. 2.c).

- Stade IA de "Synthèse" IAS (Mi-avril à mi-mai)

Il y a augmentation du volume de tous les ovocytes, que l'on peut observer à divers

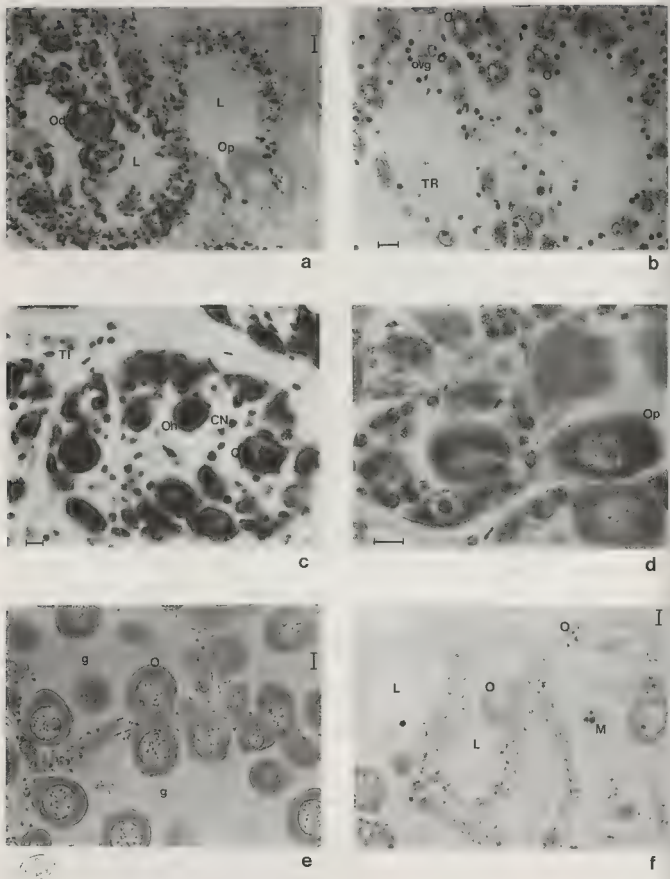


Planche 2 : Microphotographies des stades sexuels chez la femelle. a.st O ; b.st IA ; c.st IAPrS ; d.st IAS ; e.st IAPostS ; f.st E. CN : Cellule nourricière ; g : gangue ; L : Lumière du tubule ; M : Macrophage ; O : Ovocyte I ; Od : Ovocyte en dégénérescence lipidique ; Oh : Ovocyte en hernie ; Op : Ovocyte en poire ; TI : Tissu interstitiel ; TR : Tissu de réserve.

moments de la vitellogenèse : forme en hernie puis forme en poire (Pl. 2.d). Cette phase de vitellogenèse est précédée par la régression du réseau intratubulaire des cellules de réserve.

L'accroissement de taille des ovocytes produit des cellules sphériques de 60 µm de diamètre (exceptionnellement 70 µm), celui du noyau étant compris entre 30 et 35 µm.

- Stade IA de "Postsynthèse" IA PostS (Mi-mai à mi-juin)

Si le diamètre de l'ovocyte atteint au maximum 70 µm, celui du gamète femelle est de l'ordre de 100 µm. En effet l'ovocyte s'entoure d'une gangue translucide qui jouerait un rôle protecteur. Les tubules sont pratiquement obstrués par les gamètes qui apparaissent polygonaux du fait d'une compression mutuelle (Pl. 2.e).

Le stade suivant est commun aux deux sexes :

- Stade E "Emission des gamètes" (Fin printemps et été)

Chez les mâles, après l'émission des gamètes, on trouve des tubules dont la paroi est formée de spermatocytes et de spermatides moins serrés et moins régulièrement disposés. Le tissu interstitiel est réduit au maximum (Pl. 1.f).

Chez les femelles, on observe des tubules ovariens dans lesquels ne subsistent plus que très peu d'ovocytes de grande taille. La paroi est fine et peut montrer par endroit des sections d'ovocytes jeunes, ce qui indique l'amorce du cycle de l'année suivante (Pl. 2.f).

Dans la suite du travail, sans distinction entre les mâles et les femelles, nous désignerons par le terme "actif", tous les individus qui ne sont pas en repos sexuel apparent.

2. Histochimie et cytochimie

a) Gonades mâles (Pl. 3.a)

L'étude histochimique est intéressante lors des dernières étapes de la spermatogenèse. Les réactions au P.A.S.-dimedon et au carmin de Best, montrent que des grains de glycogène sont localisés principalement entre les flagelles des spermatozoïdes, en position centrale et dans les espaces intercellulaires, d'autre part la paroi des tubules spermatiques réagit à ces deux réactions.

b) Gonades femelles

Dans le cytoplasme des ovocytes en vitellogenèse, apparaissent des grains de glycogène (Pl. 3.b), ainsi que des granulations APS positives (Pl. 3.c). Le glycogène présente parfois des formes "en flaque" ; cet aspect serait dû à la fixation. Le cytoplasme réagit à la méthode signalétique des protéines et contient quelques gouttelettes lipidiques colorables au noir soudan ainsi que des lipides osmiophiles (Pl. 3.d, e et f). En fin d'été et pendant le repos sexuel, le cytoplasme des ovocytes résiduels prend progressivement une coloration noire intense sous l'action de l'acide osmique (Pl. 2.a) indiquant une dégénérescence lipidique.

3. Influence de la température sur le cycle de reproduction

a) Etude "in situ"

L'étude simultanée des relevés thermiques et du cycle gamétogénétique "in situ"

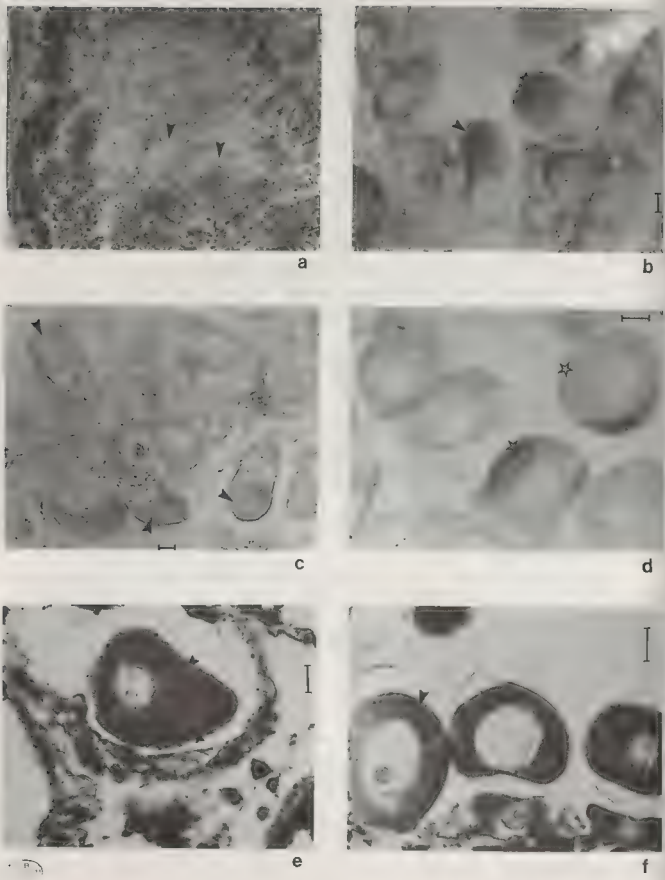


Planche 3 : Histochimie. a et b: Grains de glycogène chez le mâle et chez la femelle (flèches). c : grain APS+ dans les ovocytes (flèches). d : réaction positive des ovocytes pour les protéines (étoiles). e : réaction des ovocytes au noir soudan (flèches). f : grain de lipides osmiophiles (flèches).

montre que les premiers indices de reprise de l'activité coincident (en fin janvier-début février) avec l'élévation de la température de l'eau (fig. 3). L'émission des gamètes se produit lorsque la température franchit le seuil de 16-17°C, elle persiste toute la saison estivale. Entre le début de la gamétogenèse et l'émission des gamètes, toutes les étapes conduisant à la maturité des produits génitaux suivent l'élévation progressive de la température, ce qui correspond à une amplitude thermique d'environ 15°C entre le début et la fin du cycle.

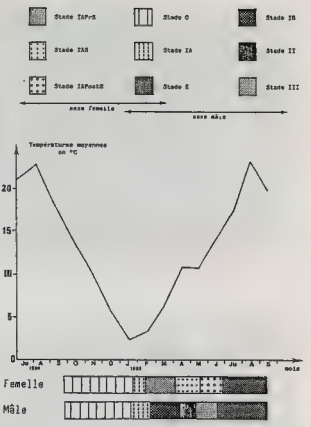


Figure 3 : Relation entre la température et l'évolution de la gamétogenèse chez les individus témoins.

b) Etude au laboratoire : Influence des chocs thermiques

Mis à part le cas des températures maximales expérimentées (voir plus loin), la mortalité n'a pas dépassé 4% avec des taux variables suivant les lots.

b.1 Chocs thermiques appliqués en hiver (fig. 4)

L'examen histologique des dreissenes témoins montre que seulement 35% des individus sont actifs. Chez les mâles 70% sont en repos sexuel apparent, 60% chez les femelles.

- A 5°C ($\Delta\theta$ = +2°C) la fréquence des animaux actifs s'élève à 70%. 50% des femelles sont au stade 0, alors que chez les mâles, seulement 10% sont encore à ce stade, ce qui nous laisse penser que les mâles sont plus sensibles à cette élévation de température.

- A 8°C ($\Delta\theta$ = +5°C) la plupart des animaux sont actifs ; 5% des mâles sont encore au repos sexuel, 20% chez les femelles.

- A 13°C ($\Delta\theta$ =+10°C) la majorité des animaux est active (environ 95%) ; avec chez les mâles, 57,5% en début de gamétogenèse, 10% qui commencent leur meiose, 20% en spermiogenèse et 5% sont mûrs, prêts à émettre leurs gamètes. Quant aux femelles, 65% sont en début d'accroissement ovocytaire, 25% en stade de présynthèse et seulement 5% en voie de vitellogenèse.

b.2 Chocs thermiques appliqués en début du printemps (fig. 5)

Par rapport aux témoins, on note une accélération du cycle avec l'apparition de quelques gamètes mûrs, plus nombreux chez les mâles que chez les femelles.

Les animaux maintenus à 15° et 20°C (respectivement $\Delta\theta$ = +5°C et +10°C) ne présentent pas de différences significatives quant à l'avancement du processus gamétogénétique quel que soit le sexe. L'étude histologique de la gonade des animaux expérimentés montre que la plus grande partie de la gonade est hétérogène, avec disparition du tissu de réserve et

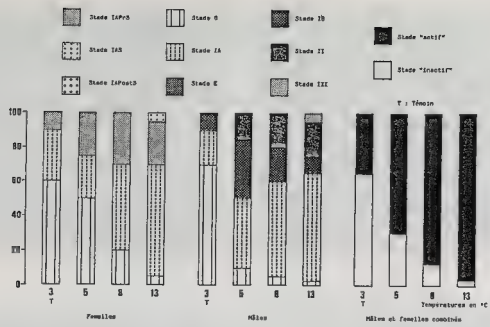


Figure 4 : Histogrammes de fréquences des stades sexuels observés chez *Dreissena polymorpha* après des chocs thermiques de +2, +5 et +10°C, en hiver durant 15 jours.

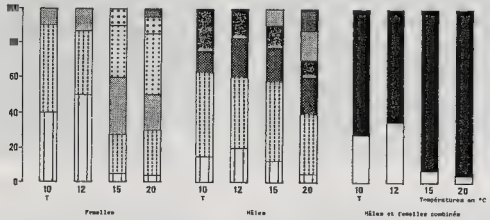


Figure 5 : Histogrammes de fréquences des stades sexuels observés chez *Dreissena polymorpha* après des chocs thermiques de +2, +5 et +10°C, au printemps durant 15 jours.

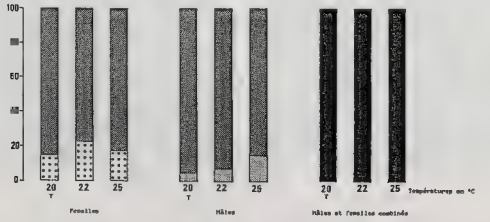


Figure 6 : Histogrammes de fréquences des stades sexuels observés chez *Dreissena polymorpha* après des chocs thermiques de +2, +5 et +10°C, pendant l'été durant 15 jours.

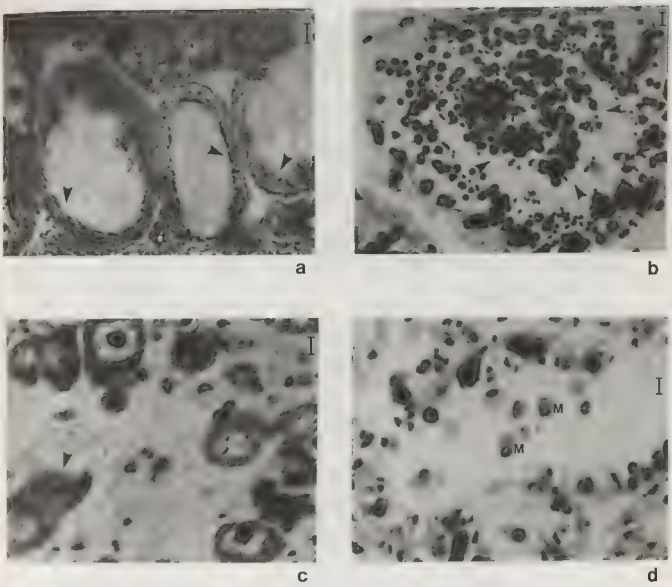


Planche 4 : Figures pathologiques observées chez les dreissenes maintenues à 30°C.

a : pathologie chez les femelles : tubules petits, dans un tissu interstitiel condensé (étoile). Les tubules sont dépourvus de cellules germinales (flèches)

b : pathologie chez les mâles : évacuation prématurée des cellules germinales immatures (flèches)

c : gonade femelle : ovocytes à vacuoles apicales (flèches)

d : femelle stérile avec des macrophages dans la lumière des tubules.

un développement du tissu interstitiel.

b.3 Chocs thermiques appliqués en fin du printemps

Tous les animaux expérimentés ont émis leurs gamètes, alors que chez les témoins, plus de 55% des spécimens sont en voie de maturation des produits sexuels.

b.4 Chocs thermiques appliqués en été (fig. 6)

Par rapport aux témoins, on n'a pas observé de différences significatives quant à la fréquence des animaux qui ont émis leurs gamètes ; phénomène qui touche tous les animaux expérimentés. Cependant, à 30°C, les dreissenes présentent des ovocytes en dégénérescence lipidique dans 30% des cas, phénomène révélé par l'osmiophilie des cytoplasmes ovocytaires. Par ailleurs, cette température est sublétale. Des essais sur l'évaluation de la température létale causant la mortalité de 50% de la population (θ°L50 24 heures) effectués au laboratoire, ont déterminé que celle-ci avoisine 33°C.

b) Histopathologie

L'examen histologique des gonades chez des individus maintenus à 30°C, révèle qu'ils présentent des manifestations histopathologiques. Ainsi le cliché 4a montre des tubules vides et de faible diamètre, ne contenant pas de cellules germinales (ovogonies et jeunes ovocytes) du cycle suivant contrairement aux témoins. Le cliché 4b montre une évacuation prématurée des cellules immatures.

Les clichés 4c et 4d rapportent un cas de femelle stérile avec envahissement de la lumière des tubules par les macrophages.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Chez *Dreissena polymorpha*, les sexes sont séparés. Seul l'examen microscopique de la gonade permet de les distinguer. Les cas d'hermaphrodisme sont très rares, vraisemblablement pathologiques "Crochard (1985)". Il semble que cette espèce soit stable gonochoriquement.

Dans les conditions naturelles, le début de la gamétogenèse a lieu quand la température de l'eau augmente, vers fin janvier mi-février. Expérimentalement, chez les femelles, et pendant la phase de repos sexuel, un Δθ de +5°C élevant la température du milieu à 8°C, permet la reprise de l'ovogenèse. Ceci rejoint les observations faites par Lubet (1981) chez les Ostreidae et les Veneridae pour lesquels l'élévation de la température, pendant le repos sexuel, provoque une accélération de la gamétogenèse. Chez les mâles un Δθ de +2°C réalisé pendant la même période, amenant la température de l'eau à 5°C, permet la reprise de la spermatogenèse ; ceci indiquerait une plus grande thermosensibilité du processus chez les mâles.

Il faut noter cependant que la séquence d'évolution de la lignée germinale est plus rapide chez les mâles que chez les femelles, ce phénomène est net pendant les phases de développement et de maturation.

La maturité des gamètes est plus précoce chez les mâles que chez les femelles ; ceci nous amène à envisager une éventuelle protandrie. A la lumière des travaux faits sur le terrain "Tourari (1985)", les animaux échauffés (+7°C de moyenne par rapport aux témoins) présentaient une cinétique relativement accélérée par rapport aux témoins ; dans la mesure où la température reste inférieure au seuil sublétal, précédant la θ°L50 24 heures (32,5°C).

température dépassée dans d'autres expériences (35°C) et ayant provoqué alors la destruction totale des effectifs.

Les cas pathologiques que l'on a observés chez certains individus soumis à 30°C pourraient témoigner de l'action perturbante voire stérilisante des températures sublétales sur la gamétogenèse.

Concernant des individus ayant repris leur gamétogenèse (Stade IA), la température agit comme facteur conditionnant la maturation des gamètes et favorisant leur émission, laquelle ne se produit que si un seuil de température dit "température critique de ponte" est atteint (16-17°C pour nos stations, 12-16°C en Pologne "Stanczykowska (1976)".

Le tissu interstitiel a un cycle inverse de celui de la lignée germinale. Il est constitué de cellules contenant du glycogène. Contrairement aux autres bivalves marins "Bayne et al. (1978) ; Lubet et al. (1978) ; Bayne et al. (1982)", l'histologie montre qu'il ne joue pas chez *Dreissena polymorpha* le rôle primordial dans l'accumulation des réserves vitellines, celui-ci est rempli par le tissu nourricier intratubulaire constitué par des cellules granuleuses.

La synthèse du vitellus, qui est essentiellement glucidique et lipidique, serait à l'origine de la conversion du glycogène et d'autres substances en produits sexuels par l'intermédiaire des diastases "Couteaux et al. (1942)" in "Grassé (1960)". Ce mécanisme est également décrit par "Bayne et al. (1982)" chez *Mytilus edulis* : le glycogène serait converti en lipides pendant le développement des gamètes. Chez *Dreissena polymorpha*, la synthèse des réserves vitellines semble liée à l'intervention des cellules granuleuses du tissu nourricier.

--L'étude du déroulement du cycle peut être interprétée comme l'illustration d'une dépendance vis-à-vis de la température, bien que d'autres facteurs puissent jouer un rôle important (nourriture, production primaire...). En l'absence d'études biogéographiques des séquences du cycle sexuel de *Dreissena polymorpha* dans d'autres réseaux fluviaux ou en lacs, il est difficile d'effectuer une synthèse de l'action du facteur thermique sur le cycle sexuel.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAYNE, B.L., GABBOT, P.A., LIVINGSTONE, D.R., LOWE, D.M., MOORE, M.N. et BUBEL, A., 1982. Glycogen utilisation and gametogenesis in *Mytilus edulis*. Mar. Biol. Lett., 3 : 89-105.

BAYNE, B.L., HOLLAND, D.L., MOORE, M.N. et WIDDOWS, J., 1978. Further studies on the effects of stress in adult on the eggs of *Mytilus edulis* L. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 58 : 825-841.

BRALEY, R.D., 1984. Mariculture potentiel of introduced oysters *Saccostrea cucullata tuberculata* and *Crassostrea echinata*, and histological studies of reproduction of *C. echinata*. Aus. J. Mar. Freshw. Res., 35 : 129-141.

BROUSSEAU, D.J., 1984. Reproductive cycle of *Anomia simplex* (Pelecypoda : Anomiidae) from Cape Cod, Massachusetts. The Veliger, 26 (4) : 299-304.

CRAVENS, J.B., 1981. Thermal effects. J.W.P.C.F., 53 : 949-965.

CROCHARD, C., 1985. Essai d'utilisation d'un mollusque bivalve (*Dreissena polymorpha* PALLAS), pour estimer le degré de pollution métallique d'une rivière. Histologie et histopathologie de l'organisme intoxiqué. Rapport "Ministère de l'environnement, convention n° 81.310". Laboratoire d'Ecologie : 112 p + annexes.

GRASSE, P.P., 1960. Classe des bivalves. In "Traité de zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie". Masson & Cie Eds., Paris, 5 (III) : 1845-2133.

GUSTAFSON, R.G., GUSTAFSON, B.D. et REID, R.G.B., 1987. Continuous reproduction in the protobranch bivalve *Solemya reidi* (Cryptodonta : Solemyidae). The Veliger, 29 (4) : 367-373.

HARRELSON, M.E. et CRAVENS, J.B., 1986. Thermal effects. J.W.P.C.F., 58 (6) : 627-635.

KELLEY, R.N., ASHWOOD-SMITH, M.J. et ELLIS, D.V., 1982. Duration and timing of spermatogenesis in a stock of the mussel *Mytilus californianus*. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 62 : 509-519.

KENNEDY, V.S., 1977. Reproduction in *Mytilus edulis aoteanus* and *Aulacomya maoriana* (Mollusca : Bivalvia) from Taylors mistake, New Zealand.N.Z. J. Mar. Fresh. Res., 11 (2) : 255-267.

LUBET, P., 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés (Mollusques : Bivalves). Rev. Trav. Inst. Pêches Maritimes, 23 : 387-548.

LUBET, P., 1981. Action de la température sur le cycle de reproduction des lamellibranches. Bull. Soc. Zod. Fr., 106 (3) : 283-292.

LUBET, P., HERLIN, P., MATHIEU, M. et COLLIN, F., 1978. Tissu de réserve et cycle sexuel chez les lamellibranches. Haliotis, 7 : 59-62.

LUBET, P., ALOUI, N. et KARNAUKHOVA, N., 1986. Etude expérimentale de l'action de la température sur le cycle de reproduction de *Mytilus galloprovincialis* LmK ; comparaison avec *Mytilus edulis*. C.R. Acad. Sc., Paris, Ser. III, 303 (12) : 507-512.

LUCAS, A., 1965. Recherches sur la sexualité des mollusques bivalves. Thèse Doct. es-Sc., Brest : 135 p.

MAC DONALD, B.A. et THOMPSON, R.J., 1986. Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten megellanicus* ; III Physiological ecology, the gametogenetic cycle and scope for growth. Mar. Biol., 93 : 37-48.

SEED, R., 1969. The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores ; I : Breeding and settelement. Oecologia, 3 : 277-316.

STANCZYKOWSKA, A., 1976. Présence et croissance de *Dreissena polymorpha* dans les lacs inclus dans un système de refroidissement. Rocz. Nauk. Roln., 97 (3) : 109-122. (Article en Polonais).

TOURARI, A., 1985. Etude "in situ" de l'action de la température sur la gamétogenèse chez la moule d'eau douce *Dreissena polymorpha* ; Etudes histologiques et histochimiques. D.E.A. de toxicologie, Univ. de Metz, 46 p + annexes.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un contrat de recherche A.T.P. PIREN - Ecotoxicologie.

HALIOTIS, 18 (1988) : 99-106.

ETUDE DE L'IMPACT DE LA TEMPERATURE SUR LES CAPACITES REPRODUCTRICES DE *LYMNAEA PEREGRA* (MULLER) (GASTEROPODE PULMONE BASOMMATOPHORE)

par

Marie Cécile LAMBERT

Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie (L.A. INRA), Université de RENNES I, Campus de Beaulieu, Avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES-CEDEX.

ABSTRACT : EFFECTS OF TEMPERATURE ON REPRODUCTION OF *LYMNAEA PEREGRA* (MULLER) (GASTROPODA, PULMONATA BASOMMATOPHORA)

Reproduction of *Lymnaea peregra* (Müller) is studied in experimental breeding conditions in the laboratory for five temperatures : 5°C, 10°C, 15°C, 20°C and 25°C.

At 5°C, there is not oviposition. Maturity is earlier for highest temperatures. The individual egg production is the more important at 15°C. Indeed it is 3,5 and 12 times more than at 10°C, 20°C and 25°C.

KEY-WORDS : Reproduction. Temperature. Freshwater. *Lymnaea paregra* (Müller).

RESUME : La reproduction de *Lymnaea peregra* (Müller) est étudiée au laboratoire, en conditions expérimentales pour des températures de 5°C, 10°C, 15°C, 20°C et 25°C.

Lorsque la température est trop basse, comme c'est le cas à 5°C, il n'y a pas d'oviposition. Au-delà, la ponte a lieu d'autant plus précocement que la température est élevée. La production d'oeufs par individu est maximale à 15°C. Elle est 3,5 et 12 fois plus importante qu'à 10°C, 20°C et 25°C.

MOTS-CLES : Reproduction. Température. Eau-douce. *Lymnaea peregra* (Müller).

INTRODUCTION.

L'importance du réseau fluviatile breton auquel viennent s'ajouter mares et étangs, nous amène à nous intéresser au peuplement et au fonctionnement de ces milieux. Ces études étant peu fréquentes et souvent anciennes, la plus récente dans l'ouest de la France étant celle de LUCAS (1967), un premier travail a été réalisé pour connaître le peuplement malacologique de la région de RENNES (LAMBERT, 1985). Puis, il nous a paru intéressant d'étudier l'une des familles les mieux représentées, tant en diversité qu'en abondance : les *Lymnaeidae*, et plus particulièrement l'espèce que l'on rencontre dans le plus grand nombre de stations et souvent en abondance : *Lymnaea peregra* (Müller). Pour cela nous suivons l'évolution d'une population naturelle et menons, en parallèle au laboratoire, des recherches écophysiologiques en conditions contrôlées qui ont pour objectif de connaître l'influence de certains facteurs sur la croissance et la reproduction. Nous ne traiterons ici que l'impact des températures sur les capacités reproductrices de *Lymnaea peregra*.

I - MATERIEL ET METHODES.

a) Caractérisation des pontes.

Lymnaea peregra est présente dans des milieux très divers, surtout en eau stagnante. Les individus adultes ont une hauteur (H) qui varie de 11 à 26 mm. C'est une espèce hermaphrodite. Les pontes, qui renferment des oeufs ovoïdes, sont transparentes, de consistance gélatineuse, en général fixées sur un support (plante aquatique ou pierre) par seulement l'une de leurs extrémités ou par toute leur longueur. Elles sont le plus souvent déposées en arc de cercle. Les pontes ont un diamètre relativement constant (Tableau 1). En ce qui concerne la longueur des pontes, nous observons de plus grandes variations mais qui sont toutefois

de moindre importance que celles constatées au niveau du nombre d'oeufs par ponte. Les caractéristiques des pontes varient beaucoup selon les individus et selon que l'on se trouve en début ou en fin de reproduction.

Tableau I - Caractéristiques générales des pontes de *Lymnaea peregra* (Müller).

Paramètre	Longueur (mm)	Diamètre (mm)	Nbre d'oeufs
Moyenne ($\pm$ σ)	19,57 $\pm$ 8,17	3,82 $\pm$ 0,67	34,6 $\pm$ 20,7
Coefficient de variation (en %)	42	18	60

b) Origine des individus, conditions d'élevage et mesures effectuées.

Les jeunes que nous mettons en expérience proviennent de pontes émises au laboratoire par des adultes prélevés dans un étang situé à Saint-Péran (à environ 30 km à l'ouest de RENNES) le 19 mars 1985. Pour chaque température testée, deux lots de 35 individus âgés de 10 jours au début de l'expérience sont mis en élevage ; toute manipulation avant cet âge, provoque une forte mortalité des jeunes du fait de leur grande fragilité.

Les différentes conditions thermiques appliquées sous longue photophase sont : 5°, 10°, 15°, 20° et 25°C, (16h/8h). Chaque lot est maintenu dans un aquarium de 5 litres sans substrat. L'eau d'élevage, oxygénée en permanence, est changée toutes les semaines. La nourriture, constituée exclusivement de feuilles de laitue, est distribuée *ad libitum* et répartie de façon à être accessible au plus grand nombre d'individus.

Les pontes sont récoltées tous les 7 jours. Leurs longueur et diamètre sont mesurés à l'aide d'un comparateur T.G.M. précis à 0,05 mm et dont les capacités de mesure vont de 0,05 à 25,0 mm. Les oeufs sont dénombrés à l'aide d'une loupe binoculaire. Certaines anomalies, au cours du développement embryonnaire, peuvent être décelées à cette occasion.

c) Expression des résultats.

Pour comparer les capacités reproductrices globales des différents lots nous regroupons les données recueillies par quinzaine . Nous ne nous intéresserons ici qu'aux nombres de pontes ou d'oeufs par ponte, ces deux paramètres ayant de réels impacts pour une population. Pour chaque température testée, nous faisons les moyennes des nombres de pontes ou d'oeufs par ponte, par quinzaines et chaque valeur donnée ci-après sera rapportée à 35 individus. Les comparaisons sont faites à l'aide d'un test non-paramètrique de comparaison d'échantillons indépendants : le test de Kruskal-Wallis, suivi d'un test non-paramètrique de comparaisons multiples afin d'identifier les échantillons qui diffèrent les uns des autres (SCHERRER,1984).

II - RESULTATS.

1 - Résultats globaux. (Fig.1)

Il n'y a pas d'émission de pontes à 5°C. En ce qui concerne les autres conditions thermiques, les pontes sont émises d'autant plus précocement que la température est élevée. Ainsi, à 20° et 25°C, la ponte débute aux environs de 3 mois alors qu'à 10° et 15°C, il faut respectivement 8 et 5 mois avant de récolter les premières pontes.

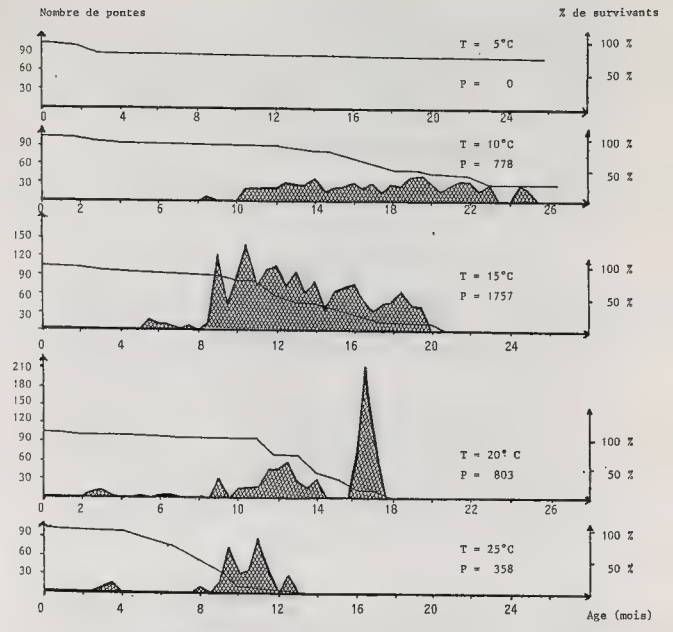


Fig. 1 - Evolution du nombre de pontes émises par *Lymnaea peregra* (Müller) en fonction de l'âge et de la température (Photopériode : 16h/8h ; N = 35 individus ; P = nombre total de pontes ; - : % de survivants).

La période de ponte débute par une phase pendant laquelle seules quelques pontes sont récoltées. Cette phase est suivie d'un arrêt (10° et 25°C) ou d'un net fléchissement (15° et 20°C). La durée de l'activité reproductrice, quand elle existe, varie entre 10,5 mois (à 25°C) et 17 mois (à 10°C). L'émission des pontes est quasiment continue à 15°C alors qu'aux autres températures, des arrêts plus ou moins fréquents et plus ou moins longs sont observés.

A 10°C, le maximum des pontes récoltées par quinzaine et pour 35 individus est de 47. A 15°C, le maximum est atteint relativement vite, avec deux pics correspondant à 134 et 153 pontes. Le nombre de pontes diminue ensuite progressivement jusqu'à l'arrêt total de la ponte qui survient juste avant la mort des Limnées. Au contraire, à 20°C, le démarrage est lent et, c'est en fin de période de reproduction que l'émission de capsules est la plus intense, atteignant alors un nombre de pontes de 236, juste avant la mort des individus. A 25°C, les

maxima sont atteints en milieu de période de reproduction, ensuite le nombre de pontes émises décroît régulièrement. La mortalité au cours de l'étude comprend trois phases : la disparition de quelques Limnées en début d'expérience (aux alentours de 3 mois) suivie de la stabilisation de l'effectif puis d'une diminution nette et relativement régulière du pourcentage de survivants. Plus la température est basse et plus la période de stabilité de l'effectif est longue et plus la dernière phase de disparition de tous les individus est lente.

2 - Variations du nombre de pontes par quinzaine.

La température de 15°C se distingue des autres (Tableau II). Le nombre de pontes émises par quinzaine est de 2,4 à 3,2 fois plus important qu'à 10° - 20° et 25°C.

Tableau II

Caractéristiques des nombres de pontes émises par *Lymnaea peregra* (Müller) par quinzaine selon la température et de la comparaison de leur distribution.

Echantillon	Nbre moyen de pontes / quinzaine	Ecart-type du nombre de pontes / quinzaine	Coefficient de variation (%)	Effectif des échantillons	Somme des rangs de l'échantillon	H. cor.
5°	0	0	0	0	0	
10°	22,88	12,49	54,59	34	59,65	
15°	58,56	41,68	71,17	30	84,33	28,75
20°	24,33	45,38	186,52	33	47,17	
25°	18,33	27,34	149,15	21	43,17	

L'application du test de Kruskal-Wallis donne comme valeur de H_{cor} : 28,75. Ceci est très nettement supérieur à $\chi^2_{0,05\ (3)}$ = 7,81 et à $\chi^2_{0,01\ (3)}$ = 11,35 : il y a donc au moins deux échantillons qui diffèrent.

Tableau III

Valeurs de Z du test non paramétrique de comparaisons multiples. (* : différence significative).

25°				
20°	0,42			
15°	4,23*	4,30*		
10°	1,74	1,49	2,88*	
	25°	20°	15°	10°

Selon les valeurs de Z (Tableau III), il apparaît que pour les températures de 10°, 20° et 25°C les nombres de pontes obtenues sont très voisins.

Trois groupes de températures semblent ainsi se dégager :

- 5°C : pas de pontes,
- 10°C - 20°C - 25°C : production moyenne de capsules,
- 15°C : production élevée de capsules.

3 - Variations du nombre d'oeufs par ponte et par quinzaine.

Il semble que nous puissions distinguer là aussi trois groupes de températures (Tableaux IV et V).

La valeur de H_c reportée dans le tableau IV est très nettement supérieure aux valeurs du $\chi^2_{0,05\ (3)}$ = 7,81 et du $\chi^2_{0,01\ (3)}$ = 11,35 : deux échantillons, au moins, diffèrent.

Tableau IV

Caractéristiques des nombres moyens d'oeufs par ponte émis par *Lymnaea peregra* (Müller) par quinzaine et de la comparaison de leurs distributions.

Echantillon	Nbre moyen d'oeufs / ponte / quinzaine	Ecart-type du Nbre de ponte / quinzaine	Coefficient de variation (%)	Effectif des Echantillons	Somme des rangs de l'échantillon	H cor.
5°	0	0	0	0	0	
10°	34,43	16,02	46,53	46	61,95	
15°	48,31	25,05	51,85	34	76,60	35,99
20°	21,58	11,71	54,26	24	32,10	
25°	17,69	11,67	65,97	9	24,39	

Selon les résultats du test non paramétrique (Tableau V), il apparaît queles nombres d'oeufs obtenus à 10° et 15°C ne diffèrent pas significativement. Il en est de même pour ceux récoltés à 20° et 25°C. Il résulte de ces observations que :

- à 5°C , aucune ponte n'est récoltée,
- à 10° et 15°C, les nombres moyens d'oeufs par ponte sont respectivement 34,43 et 48,31,
- à 20° et 25°C, les nombres moyens d'oeufs par ponte s'élèvent à 21,58 et 17,69.

25°				
20°	0,60			
15°	4,17*	5,10*		
10°	3,14*	3,62*	1,97	
	25°	20°	15°	10°

Tableau V

Valeurs de Z du test non-paramétrique de comparaisons multiples (* = différence significative).

4 - Importance des capacités reproductrices.

La température de 15°C est très favorable, pour la reproduction de *Lymnaea peregra* (Tableau VI). En effet, pour une durée d'activité reproductrice qui n'est pas la plus importante observée, le nombre total d'oeufs émis par individu est le plus élevé (3,2 à 12,5 fois plus importante qu'à 10°,20° et 25°C).

Tableau VI

Durée de la reproduction, nombre de pontes et d'oeufs émis par *Lymnaea peregra* (Müller), en fonction de la température.

T° C	Durée de la reproduction (mois)	Nombre total de pontes par individu	Nombre total d'oeufs par individu
5°	0	0	0
10°	17,0	22,2	765,3
15°	15,0	50,2	2 425,2
20°	16,5	23,0	493,3
25°	10,5	11,0	194,6

III - DISCUSSION.

A la suite de cette étude, il apparaît que ce sont les températures extrêmes de la gamme testée qui sont les moins favorables : on n'observe aucune ponte à 5°C et leur nombre est faible à 25°C. Dans ce dernier cas expérimental, la faible durée de la reproduction est due en fait à une mort des Limnées plus précoce que dans les autres conditions d'élevage.

VAN DER STEEN (1967) observe une mauvaise reproduction de *Lymnaea stagnalis* (L.) quand les conditions sont voisines des limites létales. HODASI (1976) constate chez *Lymnaea truncatula* (L.) un arrêt immédiat de la ponte lorsque les individus sont soumis à une température de 4°C. DOGTEROM (1980) fait les mêmes observations pour *Lymnaea stagnalis*.Un blocage semble donc bien s'effectuer à ces basses températures.

JOOSSE et VELD (1972) ont testé sur *Lymnaea stagnalis* des températures de 5° à 14°C et trouvent dans les ovotestis des adultes et des juvéniles des oocytes de tous les stades de développement. Des animaux placés pendant plusieurs mois à 5°C ne pondent pas mais ils montrent une activité d'ovoposition 7 jours après leur retour à une température de 14°C. Ces auteurs ne constatent l'apparition de pontes qu'à 11° et 14° C. Ils concluent que l'oogenèse n'est pas dépendante de la température. Par contre, ils constatent que la spermatogenèse est bloquée à 5° et 8°C. Chez les adultes, les stades suivant la méiose disparaissent. La gamétogénèse serait donc contrôlée par différents facteurs : l'oogénèse,par les sécrétions des corps dorsaux (action sur la vitellogénèse) et la spermatogénèse selon un processus encore inconnu mettant en cause la méiose, serait sous l'influence de plusieurs facteurs dont la température.

MATTICE (1975) teste les capacités reproductrices de *Lymnaea obrussa* Say à des températures allant de 10° à 30°C. Cet auteur constate qu'à cette dernière température, les Limnées ne pondent pas et meurent rapidement (3ème semaine). Les meilleures productions d'oeufs sont obtenues respectivement à 15°, 20°, 10° et 25°C. Ceci correspond relativement bien aux résultats présentés ici (15°, 10°, 20°, 25°C).

Les effets négatifs des températures trop basses ou trop élevées sont également notées chez le Planorbe *Australorbis glabratus*(Say) par MICHELSON (1961) qui montre que des températures basses induisent une diminution de la fécondité sans détérioration apparente du système génital alors que les températures élevées provoquent une baisse de la fécondité avec des réductions importantes des organes sexuels femelles.

Contrairement à ce que nous mettons en évidence chez *Lymnaea peregra*, VAN DER STEEN (1967) remarque que l'émission de pontes de *Lymnaea stagnalis* augmente quand la température passe de 15° à 20°C. D'une espèce à l'autre, des variations sont observées. Ces différences interspécifiques peuvent se situer au niveau de la production d'oeufs elle-même, au niveau des températures optimales pour la reproduction ou bien encore des zones de tolérance des espèces. Ainsi, des auteurs qui travaillaient sur *Lymnaea truncatula* (Müller) (KENDALL, 1953) et sur *Lymnaea tomentosa* et *Lymnaea columella* (Say) (HARRIS et CHARLESTON, 1977) ont observé que la reproduction, pour la première espèce, avait lieu pour des températures supérieures à 10°C alors que les deux autres espèces tolèrent des températures beaucoup plus basses. Des pontes de *Lymnaea columella* sont récoltées à une température d'élevage de 1°C. Cette espèce produit, quelle que soit la température, plus d'oeufs que *Lymnaea tomentosa* dont la ponte débute à 2°C.

Aux variations interspécifiques viennent s'ajouter des différences intraspécifiques. En effet, celles-ci doivent être responsables de certains phénomènes observés chez *Lymnaea obrussa*. Le démarrage assez lent de la production de capsules est sans doute dû à une maturation différée de certains individus. Le nombre de capsules devient plus important du fait de la maturation d'un nombre grandissant de Limnées. Les absences de récoltes de pontes montrent que chez un même individu l'émission de pontes ne semble pas être constante. De plus, l'intensité de la production varie au cours de la période de reproduction puisque nous observons de nombreux pics et les maxima semblent d'autant plus importants que la température est élevée sauf pour 25°C (10° < 25° < 15° < 20°). A 10°C, la production de pontes est relativement constante. D'après KRKAC (1976), la succession des étapes gamétogénétiques chez *Lymnaea peregra* est retardée pour les températures de 9°-13°C par rapport à celles de 17°-24°C, l'intensité de la production à 10°C ne peut donc pas atteindre celles de 15°, 20° ou 25°C. Toutefois, la durée de la période de reproduction est très nettement plus courte à 25°C qu'à 10°, 15° et 20°C.

Les individus élevés à une température de 10°C compensent donc le ralentissement de leur gamétogénèse par rapport à ceux élevés à 25°C par une période de reproduction plus longue. Il en résulte une production d'oeufs par individu plus importante à 10° qu'à 25°; la production la plus importante est celle des Limnées élevées à 15° qui allient une gamétogénèse relativement rapide à une longue durée de la période de reproduction.

Nos observations vont dans le même sens que les résultats dont MATTICE (1975) fait état pour ce qui est de la durée de la période de reproduction de *Lymnaea obrussa* (4 semaines à 25°C et 26 semaines à 15°C).

IV - CONCLUSION.

La connaissance du nombre de pontes émises est indispensable mais ne suffit pas pour refléter l'impact réel de la température sur les capacités reproductrices des individus. Il faut tenir compte également de la durée de la reproduction et surtout du nombre d'oeufs par ponte. Cette étude a montré que les capacités reproductrices de *Lymnaea peregra* étaient favorisées à ces trois niveaux par des conditions d'élevage à 15°C. Le travail exposé ici est basé sur ces trois facteurs pris dans leur globalité. Une prochaine étape consistera à les étudier dans le temps, selon leur situation au cours de la période de reproduction. L'objectif des différents travaux que nous menons depuis deux ans est une meilleure connaissance des phénomènes naturels, ils doivent donc être menés sur différents plans. Les études effectuées au laboratoire en conditions contrôlées concernent l'impact de facteurs tels que la photopériode ou la densité sur la croissance et la reproduction et sont à compléter par des expériences en conditions semi-contrôlées et naturelles. Nous avons ici la possibilité de combiner plusieurs facteurs et aussi d'intégrer les phénomènes très importants que sont leurs variations journalières et saisonnières. Ces études de l'action en synergie de différents facteurs et de l'impact de leur dynamique sont indispensables pour une meilleure connaissance des populations naturelles dont nous avons entrepris le suivi.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

DOGTEROM, G.E., 1980. Spontaneous and neurohormone induced ovulation in Lymnaea stagnalis kept under various experimental conditions. Haliotis, 10, (2) : 49.

HARRIS, R.E. et CHARLESTON, W.A.G., 1977. Some temperature responses of Lymnaea tomentosa et Lymnaea columella (Mollusca : Gastropoda) and their eggs. New Zeal. Journ. Zool., 4 : 45-49.

HODASI, J.F.M., 1976. The effects of low temperature on Lymnaea truncatula. Z. Parasitenk. (3-4) : 281-286.

JOOSSE, J. et VELD, C.J., 1972. Endocrinology of reproduction in the hermaphrodite gastropod of Lymnaea stagnalis. Gen. Comp. Endocrinol., 18 : 599-600.

KENDALL, S.B., 1953. The life history of Lymnaea truncatula under laboratory conditions. Journ. Helminthol., 27 : 17-28.

KRRAC, N., 1976. Dynamic of population and the cycle of reproductive and neurosecretory activity of the species Radix peregra of Müller under diverse thermic conditions. II. Laboratory investigations of parameters significant for the dynamic of the population. Bull. Sci. Cons. Acad. Yougosl., 21 (3-6) : 76-77.

LAMBERT, M.C., 1985. Contribution à l'étude écologique des Mollusques d'eau douce en Ille-et-Vilaine : premiers résultats concernant les Lymnaeidae. Diplôme d'Etudes Approfondies Option Ecologie, Université de RENNES I, 40 p.

LUCAS, A., 1967. Les Gastéropodes des eaux douces et saumâtres de Loire Atlantique. Bull. Sci. Nat. de l'Ouest de la France, 64 : 3-12.

MATTICE, J.S., 1975. Effect of constant and varying temperature on egg production of Lymnaea obrussa Say (Mollusca : Gastropoda). Vehr. Internat. Verein Limnol., 19 : 3174-3178.

MICHELSON, E.M., 1961. The effects of temperature on growth and reproduction of Australorbis glabratus in the laboratory. Amer. J. Hyg., 73 : 66-74.

SCHERRER, B., 1984. Biostatistique. Ed. G. Morin, Québec, Canada : 850 p.

VAN DER STEEN, W.J., 1967. The influence of environmental factors on the oviposition of Lymnaea stagnalis under laboratory conditions.

HALIOTIS, 18 (1988) : 107-119.

EFFETS DU GROUPEMENT ET DE LA PHOTOPERIODE SUR LA CROISSANCE, LA PRECOCITE ET LA FERTILITE DU MOLLUSQUE NUDIBRANCHE EUBRANCHUS DORIAE (TRINCHESE, 1879).

par

Jean TARDY* et Jean-Pierre MOCQUARD**

*Laboratoire de Biologie et Biochimie Marines, Université de Poitiers, I.U.T. de La Rochelle, 17026 La Rochelle Cedex.

**Laboratoire de Physiologie et de Génétique des Crustacés, Université de Poitiers, ERA n° 230 UFR.SFA, 86022 Poitiers.

ABSTRACT : EFFECTS OF GROUPING AND PHOTOPERIOD ON THE GROWTH, THE PRECOCITY AND THE FERTILITY OF EUBRANCHUS DORIAE (TRINCHESE, 1879) (NUDIBRANCHIATE MOLLUSC).

Two lots of Eubranchus doriae are reared in isolation, in couples or by four at 18° ± 1°C from metamorphosis until their death in tanks containing 1, 2 and 4 Vol. of sea water respectively.

The first lot, (A) is submitted to a photoperiod 18L/6D ; the second, (B) to a photoperiod 6L/18D all along their life.

At the end of the experiment, it appears that:(1) grouping stimulates the growth whereas no effect is induced by photoperiod ; (2) there is no action through grouping or photoperiod on laying data, on the mean number of eggs by spawn and on the diameter of the eggs ; (3) On the contrary, cumulated fertility grows up (more than 40 %) in the grouping by four compared with the grouping by couple whatever the photoperiod may be. Finally, the mean number of spawns and the mean number of eggs in a spawn are similar for identical groupings.

RESUME :

Deux lots d'Eubranchus doriae sont élevés à 18°C ± 1°, depuis la métamorphose de la véligère jusqu'à leur mort, isolément, par couple ou par 4 dans des bacs de contenance respective 1, 2 et 4 Vol. Le premier lot (A) est soumis à une photopériode 18L/6D, le second (B) à une photopériode 6L/18D tout au long de leur existence.

Au terme de l'expérience, on constate:(1) que le groupement a une action favorable sur la croissance alors que la photopériode est sans effet; (2) qu'il n'y a pas d'action du groupement et de la photopériode sur la précocité, sur le nombre moyen d'œufs par ponte et sur le diamètre des œufs ; (3) par contre, la fertilité cumulée est largement accrue (plus de 40 %) dans les groupements par 4 vis-à-vis des groupements par 2 quelle que soit la photopériode qui ne semble jouer aucun rôle.

Enfin le nombre moyen de pontes et le nombre moyen d'embryons par ponte est semblable pour des groupements identiques.

Mots clés : Ecophysiologie, Groupement, Photopériode, Eubranchus doriae, Sexualité, Croissance.

Key words : Ecophysiology, Grouping, Photoperiod, Eubranchus doriae, Sexuality, Growth.

INTRODUCTION

Dans le cadre des études que nous poursuivons sur l'écophysiologie des Mollusques Opisthobranches (Chevalier, Mocquard, Tardy, 1974, Tardy, Dufrenne, 1976), nous avons cherché à déterminer quels étaient les effets

de la photopériode et du groupement sur la précocité et la fécondité des Eubranchus doriae isolés, groupés par deux ou par quatre.

MATERIEL ET METHODE

Espèce utilisée :

Eubranchus doriae est un petit Aeolidiacé (5 mm environ) que l'on peut rencontrer sporadiquement au niveau du médiolittoral des Côtes de Charente-Maritime. Cette espèce possède des caractéristiques biologiques exceptionnelles qui en font un matériel de choix pour des études écophysiologiques. Rappelons, comme l'un de nous l'a démontré, (Tardy, 1962)[1] que tout le cycle peut être obtenu au laboratoire : les embryons sont en effet riches en vitellus, si bien que la phase planctotrophique n'est pas nécessaire ; la vie pélagique, très courte, (trois jours environ) assure seulement la dispersion des larves. D'autre part, la véligère et l'adulte dépendent spécifiquement de l'Hydraire Calyptoblastique Kirchenpaueria pinnata (Plumulariidé) et la métamorphose ne peut se réaliser en l'absence de ce Cnidaire commun sur nos côtes ; ainsi peut-on, dans une certaine mesure, contrôler la métamorphose et, partant, la date précise de mise en expérience. Enfin, la durée de vie benthique est, à 18-20°C, de l'ordre de 6 à 8 semaines, permettant d'obtenir des résultats avec une relative rapidité.

Enceintes et protocole expérimentaux.

Nous disposons au Laboratoire de deux enceintes thermostatées à programmation de température et d'éclairement. La lumière est dispensée par des tubes fluorescents Sylvania VHO type lumière du jour.

La température, -identique dans les deux enceintes- est de 18 $\pm$ 1°C. La photopériode est de 18L/6D dans l'une (A) et de 6L/18D dans l'autre (B).

Dans chacune est disposé un module constitué de 14 bacs contenant les Eubranchus doriae en expérience dans de l'eau de mer.

Ces quatorze bacs se répartissent ainsi (Fig. 1) :

- 8 bacs de 1 volume (40 ml) et contenant chacun 1 individu ;
- 4 bacs de 2 volumes (80 ml) et contenant chacun 2 individus ;
- 2 bacs de 4 volumes (160 ml) et contenant chacun 4 individus.

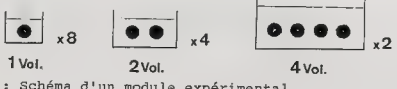


Fig. 1 : Schéma d'un module expérimental.
● ≈ 1 individu ; x8, x4, x2 : nombre de bacs dans chaque série.

Chaque Eubranchus dispose donc d'un volume d'eau égal et d'une surface d'échange air/eau sensiblement équivalente.

Les individus mis en expérience proviennent de plusieurs pontes prises dans la nature (estran de Chassiron, Ile d'Oléron). Ces pontes, approximativement de même âge, isolées dans un bac hors de la présence de Kirchenpaueria pinnata, ont libéré à peu près simultanément des véligères qui tourbillonnent dans l'eau. Trois jours plus tard, à 18-20°C, elles sont compétentes : il suffit de leur présenter des rameaux de Kirchenpaueria pinnata pour que la quasi-totalité d'entre elles s'y fixe et entre en diapause en l'espace de 3 à 4 heures.

Les larves, lors de la mise en expérience, ont une taille comprise entre 0,5 et 0,8 mm, ce qui correspond, à 18°C, à des individus ayant subi la diapause une semaine plus tôt. Ils rampent sur les branches d'Hydraire qu'il suffit de découper et de répartir avec les larves au hasard, dans chaque bac expérimental, pour ménager la répartition aléatoire nécessaire à une interprétation statistique satisfaisante des résultats. En outre, un contrôle est effectué au temps zéro afin de s'assurer qu'aucune différence significative n'existe entre les divers types d'élevages expérimentaux.

(1) sous le nom de Capellinia exigua

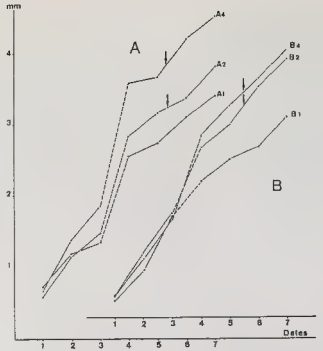


Fig. 2 : Courbes de croissance linéaire des individus selon le groupement (A4,B4 : individus groupés par quatre) et la photopériode (A=L/D:18/6 ; B=6/18) en fonction du temps. Pour la clarté de la figure, les écarts à la moyenne ne sont pas figurés et l'axe des temps du groupe B a été déplacé vers la droite. La flèche verticale indique la période de première ponte.

Taille à la première ponte :

Les animaux groupés commencent à se reproduire de manière relativement synchrone mais à des tailles moyennes très variées : A4 : 4,2 mm ; A2 : 3,38 mm.

S'il y a une taille minimale à atteindre, on peut l'estimer, -dans nos conditions d'expérience-, à 3,5 mm, ce qui correspond approximativement aux tailles moyennes au début de la reproduction des groupes A2 et B2 ; cette taille est atteinte plus tardivement chez les isolés, mais relativement vite dépassée, (le 27/03) bien avant que les pontes exceptionnelles soient déposées (tableau 1 bis). Les individus isolés, au moment de leur unique ponte mesuraient respectivement Al_4 : 4,6 mm et Bl_3 : 4,2 mm.

Ainsi, la large indépendance entre croissance et fonction reproductrice, que nous avions déjà notée pour Aeolidiella alderi (Chevalier, Mocquard, Tardy, 1974) se confirme pour cet autre Aeolidiacé, E. doriae. Il n'existe donc très probablement pas de corrélation entre le retard de croissance et l'infécondité des isolés.

Tableau 1 : Tailles moyennes en mm de la mise en expérience au début de la période de ponte (erreur-type commune = 0,111).

	1	2	3	4	5	6	7
DATES	27/02	03/03	06/03	10/03	13/03	17/03	20/03
LD 18/6 x4	0,68	1,40	1,85	3,60	3,68	4,21	4,54
x2	0,59	1,15	1,48	2,83	3,18	3,38	3,80
x1	0,73	1,18	1,35	2,58	2,73	3,10	3,41
LD 6/18 x4	0,60	1,10	1,68	2,85	3,28	3,65	4,08
x2	0,60	1,20	1,73	2,68	3,00	3,55	3,91
x1	0,55	0,95	1,70	2,20	2,51	2,68	3,10

Tableau 1 bis : Croissance ultérieure des isolés.
n = nombre d'individus
x = taille moyenne
sm = erreur-type

	24/03	27/03	31/03	03/04	07/04	10/04	
	8	8	7	4	3	2	n
A1	3,68	3,90	4,09	4,33	4,37	4,40	x
	0,05	0,04	0,04	0,08	0,09		sm
	8	8	8	6	3	1	n
B1	3,43	3,68	3,96	4,10	4,00	4,40	x
	0,08	0,09	0,09	0,11	0,13		sm

Tableau 2 : Analyse de variance de la croissance en longueur.
Signification rapport de variance ns = non significatif
* = niveau 5 %
** = mieux que 1 %

SOURCES DE VARIATION	SOMMES DES CARRES	DEGRES DE LIBERTES	RAPPORTS DE VARIANCE
Totale	494,64	335	
Entre groupes	465,44	41	
1 - Périodes : 1 vs 2	374,06	1	37,7*
2 - 1ère période			
a - entre dates (terme linéaire)	24,30	1	244,6**
b - A vs B	0,04	1	< 1 NS
c - 1 vs (2+4)	0,29	1	2,9 NS
d - 2 vs 4	0,21	1	2,1 NS
e - interaction bxc	0,01	1	< 1 NS
f - interaction bxd	0,49	1	5,0 *
3 - 2ème période			
a - entre dates	28,12	1	283,1**
b - A vs B	4,17	1	42,0**
c - 1 vs (2+4)	223,8	1	225,3**
d - 2 vs 4	6,35	1	63,9**
e - interaction bxc	0,03	1	< 1 NS
f - interaction bxd	2,28	1	23,0**
4 - Interactions et termes non linéaires	2,71	28	< 1 NS
5 - Erreur	29,20	294	0,099 erreur moyenne

L'eau de mer est changée une à trois fois par semaine selon l'âge des Eubranchus doriae.

La nourriture, constituée de fragments de colonies de K. pinnata fraîchement récoltées, est distribuée deux à quatre fois par semaine selon les besoins, et les fragments anciens ôtés. Les fragments frais sont soigneusement observés avant leur distribution afin d'éviter l'introduction de toute larve qui pourrait, par la suite, supprimer toute signification aux résultats expérimentaux.

Ainsi, toutes autres conditions identiques, nous avons pu étudier statistiquement l'influence du groupement et de la photopériode sur la croissance et la sexualité de cet Aeolidiacé, en relevant la taille de chaque individu, les dates de ponte et le nombre d'embryons par ponte selon une périodicité de 3 ou 4 jours. Ces pontes sont retirées des bacs à chaque observation et mises de côté dans de l'eau de mer formolée pour contrôle ultérieur.

Enfin, quand les circonstances sont favorables, le diamètre d'une dizaine d'œufs au stade indivis est mesuré sous microscope, le décompte du nombre d'œufs par ponte s'effectuant à l'aide d'une loupe binoculaire.

RESULTATS

1 - Croissance linéaire : (Fig. 2, tableaux 1, 1 bis et 2).

La courbe de croissance en fonction du temps montre, dans tous les cas, deux périodes séparées par un brusque accroissement de taille entre le 6 et le 10 mars.

A l'intérieur de ces deux périodes, tous les individus croissent à la même vitesse et à peu près linéairement en fonction du temps. (ligne 4, tableau 1, non significative).

Si l'on compare les six séries, aucune différence importante n'apparaît entre elles au cours de la première période[1], alors que ces différences sont très nettes au cours de la deuxième.

Par conséquent, les séries, -homogènes à l'origine- du point de vue de leur taille, se différencient brusquement ; l'échelonnement ainsi constitué se conserve approximativement pendant le reste de la période de croissance considérée.

On observe donc un accroissement des tailles en fonction du groupement (fig. 2, tableaux 1 et 2, lignes 3c et 3d). De plus, (tableau 2, ligne 3b) les jours longs semblent favoriser la croissance suite au comportement exceptionnel de la série A4 (fig. 1 et tableau 2, ligne 3f).

Taille maximale moyenne et taille maximale absolue :

La taille maximale moyenne (c'est-à-dire la taille moyenne au temps léthal moyen) est de l'ordre de 4 à 4,5 mm quelles que soient les conditions de notre expérience, cette valeur étant atteinte à un âge différent selon le groupement.

Cependant, la taille maximale absolue, enregistrée chez des survivants des lots groupés atteint et dépasse légèrement les 5 mm.

(1) Hormis l'interaction significative (ligne 2f, tableau 2) qui indique une discordance entre les séries par deux et par quatre suivant la photopériode et qui reflète en fait le comportement original de la série A4.

Durée de vie benthique :

Dans nos conditions expérimentales, la durée de vie benthique moyenne ou temps léthal moyen (TL 50) est d'environ 42 jours en photopériode 16L/8D pour 46 jours en 8L/16D. On peut noter d'autre part qu'en longue photophase, la durée de vie moyenne semble inversement proportionnelle à la densité de groupement, ce qui n'apparaît pas en courte photophase.

Par conséquent, la durée moyenne de vie benthique quelle que soit la photopériode ou le groupement, à 18° ± 1, est de l'ordre de 45 jours.

Il faut noter cependant que, dans ces mêmes conditions, la durée de vie moyenne des isolés est nettement prolongée et d'environ 59 jours. (tableau 1 bis).

2 - Reproduction :

Cas des isolés :

Il n'est pas possible de prendre en compte le cas des isolés : ces derniers ne pondent en effet pratiquement pas (une ponte en Al_3 et une en Bl_2 en fin de cycle). Ces pontes ne se développent d'ailleurs pas. Ces résultats sont conformes à ce que l'un de nous (J. Tardy en collaboration avec M. Dufrenne, 1978) avait obtenu, mais le nombre de pontes déposé ici est bien inférieur à celui qui avait été obtenu lors de l'expérience de 1978 et aucun individu n'est mort, cette fois-ci, d'éclatement. Il faut souligner cependant que les conditions expérimentales étaient légèrement différentes (photopériode 12/12 et température 20 ± 1°C).

Les autres cas (x2 et x4) : (Fig. 3, tableaux 3 à 6)

Précocité :

Aucune différence n'apparaît entre les dates de première ponte quelles que soient les modalités d'élevage.

La précocité est donc indépendante: (1) du type de groupement, (2) de la photopériode. Cependant, le démarrage plus important en A_4 pourrait témoigner d'un léger effet des longues photopériodes. D'autre part, les courbes de répartition de l'effort de reproduction en fonction du temps (Fig. 3) montrent que le maximum d'activité reproductrice est atteint plus tôt chez les groupés par 4 que par 2, ce qui tend à témoigner d'un effet accélérateur du groupement sur la reproduction.

Malgré celà, la vie benthique peut donc être divisée en deux phases de durée approximativement égales et séparées par la date de la première ponte, au 22ème jour environ, quelles que soient les conditions expérimentales que nous avons utilisées.

La phase "juvénile" précède la première ponte, tandis que la phase de maturité débute à celle-ci et se termine à la mort des individus (42-46ème jour).

Répartition des pontes et de l'effort de reproduction :

Sur la période d'observation, -qui couvre toute la période d'activité sexuelle des animaux-, on constate à l'évidence que les pontes sont

plus nombreuses chez les groupés par quatre que chez les groupés par deux, alors que la photopériode est sans effet.

Les différences proviennent essentiellement des pontes du début de la période de reproduction (Tableau 3, 4 vs 2, significatif le 17/03 et le 20/03).

Le groupement par quatre permet une augmentation de la fertilité cumulée considérable vis-à-vis des groupés par deux (tableau 4) : de 40 % (en A) à 43 % exprimé par comparaison des nombres totaux d'œufs produits.

En ce qui concerne la répartition des pontes dans le temps, (Fig. 3), on constate, -dans tous les cas- une augmentation brutale de l'effort de reproduction dès le début de la période d'activité sexuelle aboutissant à un maximum dans les quatre à six jours suivant les premières pontes, à la suite de quoi s'instaure une période d'activité relativement faible, elle-même suivie par une période de reprise, mais toujours bien inférieure à la première. Celle-ci prélude à la régression définitive de la fonction reproductrice des individus et à leur mort.

Les calculs montrent que, pour chacun, plus de 60 % de l'effort de reproduction (63,1 % pour B2, -le plus faible- à 77 % pour A4, -le plus fort-) a été assumé dans la première moitié de la période de reproduction.

En ce qui concerne le nombre d'œufs par ponte, (tableaux 3 et 4), on ne rencontre aucune différence suivant le mode d'élevage : groupement et photopériode sont sans effet à ce sujet.

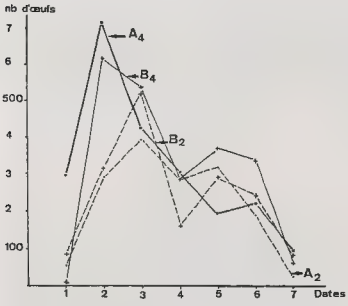


Fig. 3 : Diagramme de la répartition des œufs au cours du cycle de chaque lot expérimental.

Par contre, il existe une légère augmentation (significative à 5 %) du nombre moyen d'œufs par ponte en fonction du temps, alors qu'il n'existe pas de relation évidente entre la taille des individus et le nombre d'œufs par ponte.

Enfin, il faut noter que le diamètre des zygotes, au stade indivis, est stable quels . que soient l'âge du géniteur et les conditions écophysiologiques testées.

Tableau 3 : Répartition du nombre de pontes suivant les dates et les modes d'élevage : A = jours longs LD 18 / 6 ; B = jours courts LD 6 / 18 ; .4, .2 = groupés par quatre, groupés par deux. Les tests sont pratiqués à l'aide du χ^2, sur l'hypothèse d'une répartition égale des pontes dans chaque lot.
* : différence significative au niveau 5 %.
** : différence significative au niveau 1 %.

Dates / Types d'élevage	17.03	20.03	24.03	27.03	30.03	03.04	07.04	Total
A4	13	29	16	13	7	7	3	88
A2	3	14	15	12	12	6	1	63
B4	3	25	25	11	13	10	3	90
B2	3	14	17	7	11	8	3	63
Tests								
A vs B	5,26*	0,20	1,35	1,14	0,86	0,86		0
4 vs 2	5,26*	8,24**	1,35	0,58	0,10	0,38		9,53**
interaction	5,26*	0,20	0,49	0,21	0,86	0,00		0
Total 4	16	54	42	24	20	17	6	180
Total 2	6	28	32	19	22	15	4	126

Tableau 4 : Résultats globaux.

Lots	Nb. tot. pontes	Nb. tot. œufs	Nb. moyen œufs/ponte	Nb. moyen œufs/indiv.	Nb. moyen pontes/ind.
A4	88	2 257	25,7	282,1	11
B4	90	2 280	25,3	285	11,25
A2	63	1 559	24,7	195	7,9
B2	63	1 720	27,3	215	7,9

Tableau 5 : Nombre d'œufs par ponte suivant le mode d'élevage et la date. Dans chaque case, de haut en bas : effectif, moyenne et erreur-type.

Types / Dates	A4	A2	B4	B2	Total
17.03	13 23,1 1,5	3 18,3 1,8	3 22,7 3,2	3 28,0 5,0	22 23,09 1,2
20.03	29 24,5 1,2	14 20,9 1,3	25 24,6 1,3	14 22,6 2,6	82 23,15 0,7
24.03	16 26,8 2,4	15 26,4 2,6	25 21,5 1,1	17 30,5 2,3	73 25,8 1,1
27.03	13 23,5 1,4	12 23,7 1,5	11 26,2 2,1	7 23,3 2,6	43 24,2 0,9
30.03 03.04 07.04	17 30,1 1,7	19 28,0 1,6	26 29,6 1,8	22 27,8 1,4	83 28,8 0,8
Total	88 25,7 0,8	63 24,8 0,9	90 25,3 0,8	63 27,3 0,9	303 25,6 0,4

Tableau 6 : Analyse de variance du nombre d'œufs.

SOURCE DE VARIATIONS	SOMME DES CARRES	DEGRES LIBERTE	RAPPORTS DE VARIANCE
Total	17 080	300	
Entre dates	1 167	4	5,6*
Entre modes d'élevage	253	3	1,6 N.S.
Interactions	1 019	12	1,6 N.S.
Erreur	144 641	281	Erreur moyenne 52,1

DISCUSSION

Chez les Mollusques Gastéropodes, croissance et reproduction dépendent de nombreux facteurs externes ; en particulier photopériode et groupement jouent un rôle important. Peu d'études expérimentales ont été menées chez les Prosobranches sauf dans le genre Crepidula, en particulier C. fornicata, où le rôle du groupement sur la sexualité et la croissance a été particulièrement bien mis en évidence par P. Le Gall (1980) ; mais il s'agit là de formes à biologie très exceptionnelle.

C'est chez les Pulmonés que l'effort de recherche a été surtout développé. Il a donné de beaux résultats sur Lymnaea stagnalis, principalement grâce à Joosse et à ses collaborateurs qui privilégient l'étude des mécanismes neuro-hormonaux en cause. En particulier, la purification et la constitution chimique de l'hormone de ponte sont en cours d'étude (Geraerts et col. 1983 et Ebbering et col. 1985). Viennent ensuite, bien que moins avancés, les travaux sur les Hélicidés, (principalement Helix aspersa 1966) qui, suite à l'intérêt économique qu'ils suscitent en France, y provoquent, à l'heure actuelle, une floraison de travaux, avec les équipes de Gomot et col. (Besançon), Daguzan et col. (Rennes).

Bien d'autres chercheurs participent naturellement à ces recherches, notamment chez les Basommatophores vecteurs de maladies parasitaires, mais aussi sur divers autres Stylommatophores.

Sans vouloir entrer ici dans le détail, il ressort de ces études que les longues photopériodes ont, en général, un effet positif,-quand elles ne sont pas nécessaires- sur la croissance et la reproduction, en accélérant et amplifiant les processus neuro-hormonaux initiant ces fonctions par l'intermédiaire de récepteurs photosensibles. Notons enfin qu'un gène photopériodique régulerait la vitellogenèse de Lymnaea peregra (Lundenius et Freeman, 1986).

Alors que la photopériode apparaît comme un facteur primordial de la croissance et de la reproduction des Pulmonés, Eubranchus doriae semble très peu ou pas sensible à ce facteur. Ceci s'avère assez surprenant, s'agissant d'une espèce vivant à un niveau élevé du littoral (médiolittoral supérieur) où luminosité et photopériode sont au moins aussi marquées que dans les collections d'eaux douces. Cet Aeolidien se rencontre habituellement sous les pierres et les surplombs, mais aussi en surface des substrats exposés à la lumière : il n'est pas lucifuge. L'origine des populations que nous exploitons seraient-elles à rechercher dans des eaux profondes où la lumière ne pénètre pas, les individus côtiers resteraient de ce fait insensibles à la photopériode comme leurs congénères d'eau profonde ? C'est peu probable, aucune récolte d'E. doriae n'a, en effet, jamais été rapportée, à notre connaissance, de ces zones marines.

Il s'agit donc probablement de réactions spécifiques différentes comme on en rencontre par exemple chez les Céphalopodes (voir Richard 1967, 1971, Boletzky, 1975) ou les Crustacés Isopodes (Mocquard, 1979).

Quant au rôle du groupement chez les Pulmonés,les conclusions sont en partie contradictoires, car son effet n'a pas toujours été séparé de celui, -antagoniste- de masse. Nous nous bornerons donc à établir une comparaison entre les résultats que nous avons obtenus chez Aeolidiella alderi et Eubranchus doriae.

En ce qui concerne le groupement et la croissance, à la différence de ce que nous avions constaté pour les Aeolidiella alderi, -où, globalement, la taille des individus variait en fonction inverse du groupement- on observe

chez E. doriae, un effet inverse. Cette apparente contradiction trouve son explication dans le fait qu'ici nous avons eu soin de nous assurer que le volume d'eau dont disposait chaque individu soit égal quel que soit le groupement : par conséquent, l'effet de masse était, -dans tous les cas-, semblable et la comparaison ne porte plus réellement que sur l'effet du groupement, qui s'avère favorisant.

Dans le cas des Aeolidielles, nous avions bien noté, chez les juvéniles, une accélération de la croissance en fonction du groupement, alors que chez les adultes, ce facteur avait été interprété comme défavorisant (p. 614). Il s'avère qu'en fait, deux facteurs, l'effet de groupe (favorisant) et l'effet de masse (ici le confinement croissant, défavorable), agissent en antagonistes sur la croissance des individus. Dans l'expérience sur les Aeolidielles, les conditions de confinement n'étaient pas les mêmes entre lots expérimentaux en fin d'expérience puisque le volume des bacs était identique quel que soit le nombre (de un à huit) des individus qu'il contenait. Si, dans la période juvénile, l'aspect favorable du groupement l'emportait largement sur l'effet de masse provoqué par le confinement, (négligeable, étant donné la taille des juvéniles et le volume disponible) par la suite, avec le développement en adulte, la proposition s'inverse et l'effet de masse domine.

C'est à coup sûr ce dernier facteur, -et non le groupement- qui est responsable d'un ralentissement de la croissance d'autant plus important que la densité des individus est plus grande.

Il ressort de tout ceci que le groupement, -dans les limites où nous l'avons employé- a très probablement un effet favorable sur la croissance de ces deux espèces d'Aeolidiacés.

Groupement et corrélation croissance -reproduction :

En ce qui concerne la forme des courbes de croissance chez les groupés, il apparaît clairement que la phase de développement la plus rapide, -déterminant les différences entre groupements- précède de peu l'émission des premières pontes ; elle s'étale sur seulement six jours (24 - 30/03) : les E. doriae deviendraient-ils plus sensibles à l'effet de groupement avec la période de maturation de l'appareil génital ?

D'autre part, la croissance linéaire ne semble pas ralentie par l'activité de reproduction, alors que la période d'activité reproductrice maximale se réalise dans les 4 à 6 jours suivant les premières pontes. La comparaison des portions de courbes obtenues entre le 17 et le 31 mars pour A1, où il n'y a pas d'activité sexuelle, et pour A2, où il y a émission de nombreuses pontes, montre qu'elles sont strictement parallèles : il y a donc ici, indépendance complète entre croissance et reproduction. Cette indépendance apparaît aussi pour la taille à la première ponte chez E. doriae comme chez Ae. alderi.

Enfin, la taille moyenne atteinte par les individus à 18°C s'établit aux environs de 4 - 4,5 mm quels que soient les groupements et la

photopériode (tableau 1 et 1 bis).

Nous avions montré que chez les Ae. alderi, la taille moyenne limite atteinte variait en fonction inverse de la température et il nous était apparu qu'il en était de même vis-à-vis du groupement ; il est donc probable à la lumière des expériences sur E. doriae, que ce soit l'effet de masse, et non le groupement, qui puisse, -en dehors de la température- limiter la taille des individus.

De nouvelles expériences, en cours de dépouillement, devraient nous permettre de préciser et de compléter cette analyse.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient vivement Monique BORDES, techniciennt 2B, type C.N.R.S., qui a assuré le suivi des élevages et le relevé des diverses mesures.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Il s'agit d'un complément à celles qui figurent dans les articles de synthèse :

TARDY J., 1982 a : pour les références antérieures à 1980 (concernant les facteurs externes et sexualité).

TARDY J., 1982 b : pour les références antérieures à 1982 (concernant les facteurs de croissance).

AUPINEL, P., DAGUZAN, J., 1987. Etude du rôle de la photopériode sur l'activité métabolique de jeunes escargots Petit-Gris (Helix aspersa Müller) et mise en évidence d'une phase photosensible. Haliotis (sous presse)

BOHLKEN, S. JOOSSE, J. VAN ELK, R. GERAERTS, W.P. 1986. Interaction of photoperiod and nutritive state in female reproduction of Lymnaea stagnalis. Int. J. Invert. Reprod. Devel., 10, 2, 151-157.

BOLKEN, S. JOOSSE, J. 1982. The effect of photoperiod on female reproductive activity and growth of the freshwater pulmonate Snail Lymanea stagnalis kept under laboratory breeding conditions. Int. J. Invert. Reprod., 4, (4) : 213-222.

CHARRIER, M. 1980. Contribution à la biologie et à l'écophysiologie de l'Escargot Petit-Gris Helix aspersa Müller (Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). Thèse doctorat 3ème cycle Rennes Ser. C.

DAGUZAN, J., 1985. Contribution à l'élevage de l'Escargot Petit-Gris : Helix aspersa Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). Ann. Zootechn. 34 (2) : 127-148.

DAGUZAN, J. VERLY, D. 1987. Etude expérimentale de l'effet de la densité sur la reproduction de l'Escargot Petit-Gris (Helix aspersa Müller). Haliotis (sous presse).

DOGTEROM, G.E. THIJSSEN, R., VAN LOENHOUT, H. 1985. Environmental ... and hormonal control of the seasonal egg laying period in field specimens of Lymnaea stagnalis. Gen. Comp. Endocrinol. 57 : 37-42.

EBBERINK, R. H. VAN LOENHOUT, H. GERAERTS, W.P. JOOSSE, J. 1985. Purification and amins acid sequence of the ovulation neurohormone of Lymnaea stagnalis. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 82 : 7767-7771.

ENEE, J. BONNEFOY-CLAUDET, R. GOMOT, L. 1982. Effet de la photopériode artificielle sur la reproduction de l'Escargot Helix aspersa Müller. C.R. Acad. Sci. Paris, 294, sér. 3 : 357-360.

GERAERTS, W.P. EBBERINK, R.H. CHEESMAN, P. NUYT, C. HOGENES, T.M. 1983. Partial purification and characterization of the ovulation hormone of the pulmonate snail Lymnaea stagnalis. Gen. Comp. Endocrinol., 51 : 471-476.

JOOSSE, J. 1984. Photoperiodicity, rhythmicity and endocrinology of reproduction in the snail Lymnaea stagnalis. In Ciba Symposium, 104 Photoperiodic Regulation of Insect and Molluscan Hormones, Pitman, London : 204-220.

LE GUHENNEC M.F., 1986. Etude de l'influence de la lumière sur la croissance et la reproduction de l'Escargot Petit-Gris (Helix aspersa Müller) (Gastéropode Pulmoné Stylommatophore). Thèse, Univ. Rennes I, Mention Sc. Biol., Sér. C, n°0 : 24 : 309 p.

LUNDELIUS, J.W. FREEMAN G., 1986. A photoperiod gene regulates vitellogenesis in Lymnaea peregra (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata). Int. J. Invert. Reprod. Dev., 10 (2) : 201.

HALIOTIS, 18 (1988) : 121-130

INDUCTION A LA METAMORPHOSE CHEZ EUBRANCHUS DORIAE

(Trinchese, 1879) (Mollusque : Nudibranche)

PAR DIVERSES SUBSTANCES BIOACTIVES.

RESUME : L'action de différentes substances bioactives sur la métamorphose des populations de larves compétentes d'Eubranchus doriae (Trinchese, 1879) a été testée. L'adrénaline, l'asparagine, la galactosamine se sont montrées actives, mais les meilleurs résultats ont été obtenus avec le chlorure d'acétylcholine (84 % de larves métamorphosées à 0,2 x 10^{-6} M). Un schéma du mécanisme d'action de ces diverses substances est proposé.

Mots clés : Substances bioactives, chlorure d'acétylcholine, métamorphose, Eubranchus doriae.

INDUCTION OF METAMORPHOSIS OF EUBRANCHUS DORIAE

(Trinchese, 1879) (Mollusca : Nudibranchiata)

BY VARIOUS BIOACTIVE SUBSTANCES.

INGRID BAHAMONDES-ROJAS et JEAN TARDY

Laboratoire de Biologie et Biochimie Marines

Université de Poitiers L.U.T rue de Roux 17026 - LA ROCHELLE

ABSTRACT : The action of various bioactive substances on the metamorphosis of populations of competent larvae of Eubranchus doriae (Trinchese 1879) has been tested.

Adrenaline, asparagine and galactosamine showed a certain degree of activity but the best results were obtained with acetylcholine chloride (84 % metamorphosis larvae o f 0,2 x 10^{-6} M). A schema of the mechanism of action for these substances is suggested.

Key words : Bioactive substances, acetylcholine chloride, metamorphosis, Eubranchus doriae.

INTRODUCTION

Chez la majorité des larves d'Invertébrés, un stimulus spécifique doit être perçu pour que se déclenche la métamorphose. Chez des Polychètes (Jensen et Morse, 1984), des Mollusques (Thompson, 1958 ; Morse et al, 1979 ; Morse et al, 1980 a, 1980 b, 1985 ; Coon et al, 1985 ; Weiner et al, 1985), des Crustacés (Crisp, 1974 ; Larman et al, 1982), et des Echinidés (Burke, 1983), les substances nécessaires à la métamorphose seraient d'origines diverses, spécifiquement associées à chacune des espèces étudiées.

Parmi les Gastéropodes Nudubranches (Tardy, 1962 ; Bahamondes, 1986) chez Eubranchus doriae et Hadfield (1977, 1978) chez Phestilla sibogae ont démontré que des substances émises par leurs proies respectives, l'Hydraire Kirchenpaueria pinnata et le Corail Porites compressa servent de déclencheurs spécifiques de la métamorphose. Ces substances qui ont été partiellement purifiées, ont un poids moléculaire proche de 1000 daltons.

Par ailleurs, on sait que des neuromédiateurs et des molécules voisines induisent la fixation et la métamorphose des larves chez plusieurs espèces de Gastéropodes (Bonar, 1976 ; Hadfield, 1984 ; Morse et al, 1979) et de Bivalves (Coon et al, 1985, 1986).

Les réponses à ces diverses substances sont variables, et généralement spécifiques de l'espèce zoologique étudiée. Nous avons donc réalisé des tests avec quelques unes des substances qui ont été utilisées avec succès sur les larves de divers Invertébrés.

MATERIEL ET METHODES

L'élevage complet d'Eubranchus doriae est réalisé au laboratoire. Les larves lécithotrophiques d'E. doriae sont maintenues à 18°C ($\pm$ 1°C), dans l'eau de mer (à 32‰), filtrée à 0,22 um. De la pénicilline G à une concentration de 0,5 mg x ml^{-1} est ajoutée à l'eau de mer, afin d'éviter l'infection bactérienne. Rappelons qu'à 22-24°C, la véligère devient compétente à se métamorphoser (1) le 3ème jour après son éclosion (Tardy, 1962) et que dans la nature, seule la présence de la proie spécifique, l'Hydraire Kirchenpaueria pinnata permet la métamorphose. Afin de constituer des lots suffisants pour un traitement statistique, nous avons du rassembler des larves issues de plusieurs pontes dont l'âge n'était, naturellement pas exactement le même. De ce fait, la réponse de cette population va demander un délai plus étalé dans le temps, que si elle était issue d'une seule ponte. On ne peut donc effectuer ici de comparaison avec le déroulement du phénomène dans la nature, d'autant plus que dans nos expériences, aucune nourriture phytoplanctonique n'est apportée.

Néanmoins, la comparaison entre lots témoins et lots expérimentaux demeure parfaitement valable, puisque elle porte sur des lots d'une même population. Dans nos expériences, le temps zéro (J_0) correspond à des larves âgées en moyenne de 3 jours ; J_1 correspond à un jour après le début de l'expérience pour des larves d'âge moyen de 4 jours, etc... Nous ne prenons en compte que les larves dont la métamorphose est complète et normale.

(1) Une véligère est dite compétente quand elle susceptible d'entrer en diapause en présence de sa proie spécifique.

L'activité inductrice et/ou la toxicité des substances bioactives sur les larves, a été suivie pendant une durée de 7 jours. Ces résultats sont comparés à ceux obtenus par des lots de la même population soumis à leur inducteur naturel, l'Hydraire K. pinnata, et considérés comme témoins.

Les expériences sont effectuées en double, dans des bacs plastiques. Dans chacun selon les disponibilités, sont ajoutées de 15 à 30 larves dans l'eau de mer contenant la substance à tester, à la concentration retenue.

Les substances catécholaminiques et cholinergique ont été dissoutes avec du D.M.S.O (1) (à une concentration finale de 1,5 %) dans l'eau distillée, afin de minimiser leur oxydation. Cette technique entraîne une baisse de la salinité à 26 ‰ qui ne semble pas avoir d'effet sur les résultats obtenus. Ceci, a amené à constituer des lots contenant du D.M.S.O seul afin de nous assurer que cette substance n'avait pas d'effet sur les larves.

Des tests préliminaires nous ont permis de déterminer les concentrations les plus favorables à une réponse positive. Ainsi, nous avons retenu une gamme de trois concentrations, de l'ordre de 10^{-1}, 10^{-3} et 10^{-6} M.
Les larves métamorphosées sont décomptées à l'aide d'un stéréomicroscope.

RESULTATS (tableau 1, 2 ; figures 1, 2 a, b, c, d)

LOTS TEMOINS

La mortalité est de 18 % au premier jour, nulle ensuite, à l'exception des lots utilisés lors d'expériences avec la galactosamine. L'évolution des lots témoins est très homogène, et peut être évoquée globalement.
Les populations de véligères d'E. doriae mises en présence de leur proie, l'Hydraire K. pinnata s'y fixent, entrent en diapause et se métamorphosent : 13 % au terme du premier jour. Ce pourcentage augmente progressivement pour atteindre un maximum de 81 % le septième jour, soit la quasi totalité des larves.

LOTS EXPERIMENTAUX

Efficacité des substances

Le tableau 1 montre que parmi les substances catécholaminiques, cholinergique et d'autres neuroamines, le chlorure d'acétylcholine 0,2x 10^{-3} M et 0,2 x 10^{-6} M est plus efficace ; le D.O.P.A (2) (0,2 x 10^{-6} M), l'adrénaline (0,2 x 10^{-6} M) et la noradrénaline (0,2 x 10^{-3} M) ont aussi une activité, mais nettement plus faible.

(1) D.M.S.O = Diméthylsulfoxyde.
(2) D.O.P.A = Dioxyphénylalanine.

TABLEAU 1 : Effets de diverses substances bioactives en fonction de concentrations (M) sur des larves compétentes d'Eubranchus doriae.
% moyen au bout de 7 jours.

GROUPE I : Substances catécholaminiques cholinergiques et neurohormones dérivées.

SUBSTANCES	CONCENTRATION (M)	METAMORPHOSE (%)	MORTALITE (%)	SANS EFFET (%)
Chlorure d'acetylcholine	$0,2 \times 10^{-1}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-2}$	79	11	10
	$0,2 \times 10^{-3}$	86	12	3
Adrénaline	$0,2 \times 10^{-1}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-2}$	-	43	56
	$0,2 \times 10^{-3}$	34	11	55
Noradrenaline	$0,2 \times 10^{-1}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-2}$	22	36	32
	$0,2 \times 10^{-3}$	-	34	66
D-D.O.P.A.	$0,2 \times 10^{-1}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-2}$	-	55	45
	$0,2 \times 10^{-3}$	44	26	30
5-Hydroxy-tyramine	$0,2 \times 10^{-1}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-2}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-3}$	-	77	23
D-L-Octopamine	$0,2 \times 10^{-2}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-3}$	-	93	7
5-Hydroxy-tryptamine	$0,2 \times 10^{-1}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-2}$	-	93	7
Témoin (eau de mer + hydrazine)		85	15	-
Témoin (eau de mer + D.M.S.O)		-	-	100

GROUPE II : Sucres et amino-sucres.

SUBSTANCES	CONCENTRATION (M)	METAMORPHOSE (%)	MORTALITE (%)	SANS EFFET (%)
Galactose	$0,2 \times 10^{-1}$	-	10	90
	$0,2 \times 10^{-2}$	-	19	81
	$0,2 \times 10^{-3}$	-	8	92
Glucose	$0,2 \times 10^{-1}$	-	21	79
	$0,2 \times 10^{-2}$	-	23	77
	$0,2 \times 10^{-3}$	-	25	75
L-Asparagine	$0,2 \times 10^{-1}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-2}$	48	14	38
	$0,2 \times 10^{-3}$	40	13	47
L-Glutamine	$0,2 \times 10^{-1}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-2}$	-	28	72
	$0,2 \times 10^{-3}$	-	27	73
D-Galactosamine	$0,2 \times 10^{-1}$	-	55	45
	$0,2 \times 10^{-2}$	28	27	35
	$0,2 \times 10^{-3}$	22	16	62
Témoin (eau de mer + hydrazine)		76	24	-
Témoin (eau de mer + D.M.S.O.)		-	-	100

GROUPE III : Acides aminés et substances dérivées.

SUBSTANCES	CONCENTRATION (M)	METAMORPHOSE (%)	MORTALITE (%)	SANS EFFET (%)
G.A.B.A.	$0,2 \times 10^{-1}$	-	36	64
	$0,2 \times 10^{-2}$	-	54	46
	$0,2 \times 10^{-3}$	-	40	60
D-L-Glutamique	$0,2 \times 10^{-1}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-2}$	-	71	29
	$0,2 \times 10^{-3}$	33	57	10
L-Asparagique	$0,2 \times 10^{-1}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-2}$	-	54	46
	$0,2 \times 10^{-3}$	-	38	62
L-Leucine	$0,2 \times 10^{-1}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-2}$	-	33	61
	$0,2 \times 10^{-3}$	-	69	31
L-Tyrosine	$0,2 \times 10^{-1}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-2}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-3}$	5	58	37
Glutathion	$0,2 \times 10^{-1}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-2}$	-	68	14
	$0,2 \times 10^{-3}$	-	80	20
D-L-Histidine	$0,2 \times 10^{-1}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-2}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-3}$	-	100	-
L-Lysine	$0,2 \times 10^{-1}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-2}$	-	100	-
	$0,2 \times 10^{-3}$	-	100	-
Témoin (eau de mer + hydrazine)		69	31	
Témoin (eau de mer + D.M.S.O.)		-	-	100

Pour les sucres et amino-sucres, l'asparagine (0,3 x 10^{-3} et 10^{-6} M) et à un moindre degré, la galactosamine (0,3 x 10^{-3} et 10^{-6} M) présentent une certaine activité. Enfin, parmi les acides aminés et substances dérivées, seul, l'acide glutamique à 0,3 x 10^{-6} M possède une certaine activité, mais sa toxicité est élevée (57 %), comme d'ailleurs celle de toutes substances de ce groupe.

En résumé, une seule substance bioactive donne des résultats notables : le chlorure d'acétylcholine.

Modalités d'action en fonction du temps (figure 1)

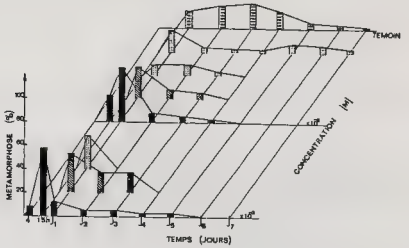


Figure 1. Métamorphose (%) des larves d'Eubranchus doriae dans le temps (jours) soumises à des substances bioactives (lots expérimentaux) et à l'Hydraire Kirchenpaueria pinnata (lots témoins).
Chlorure d'acétylcholine Asparagine Galactosamine
Adrénaline Hydraire h = heure.

Pour toutes les substances testées, la métamorphose s'observe dans un délai de 24 h, comme chez les témoins, sauf pour les lots soumis au chlorure d'acétylcholine où 58 % des larves soumises à une concentration de 0,2 x 10^{-3} M, se sont métamorphosées à la 15ème heure, et 70 % en moyenne sur les deux concentrations, au bout de 24 h, alors qu'il faut attendre le 4ème jour pour retrouver un taux analogue chez les témoins (fig. 2a). En ce qui concerne cette substance, le test non paramétrique de Kruskal - Wallis, d'analyse de la variance par rangs (Siegel, 1956), appliqué aux trois blocs de données (tableau 2), fait apparaître des différences significatives entre les trois lots de larves ($H \geq 2,84$; $p<0,20$).

TABLEAU 2 : Eubranchus doriae

Action de l'Hydraire (lots témoins) et du chlorure d'acétylcholine (lots expérimentaux) sur la métamorphose des larves.

TEMPS	TEMOIN (Hydraire)		SOLUTION de CHLORURE D'ACETYLCHOLINE (10^{-6} M)		(10^{-3} M)	
(Heures-Jours)	Métamorphose (Nombre de larves)	Rang	Métamorphose (Nombre de larves)	Rang	Métamorphose (Nombre de larves)	Rang
2 h	-	6,0	-	6,0	-	6,0
4 h	-	6,0	-	6,0	4	20,0
15 h	-	6,0	9	23,5	27	26,0
J_1	15	25,0	18	29,0	6	21,0
J_2	19	27,0	3	18,5	2	16,5
J_3	26	28,0	2	16,5	1	13,5
J_4	32	30,0	1	13,5	1	13,5
J_5	9	23,5	-	6,0	1	13,5
J_6	7	22,0	-	6,0	-	6,0
J_7	3	18,5	-	6,0	-	6,0
Total		192		128		145

En ce qui concerne l'adrénaline, une concentration effective de $0,2 \times 10^{-6}$ M montre un taux d'activité de métamorphose inférieur à celui constaté chez les témoins, à l'exception des premières 24 h (fig. 2 b).

L'action d'une solution ($0,3 \times 10^{-3}$ M) d'asparagine permet d'atteindre 73% de métamorphose des larves, au bout du 3ème jour, tandis que chez les témoins, ce taux n'est atteint qu'en 5ème jour. A la concentration $0,3 \times 10^{-6}$ M, le taux de métamorphose est moins important (fig. 2 c). Le taux de métamorphose obtenu par l'action de la galactosamine, à la concentration de $0,3 \times 10^{-6}$ M est inférieur à celui du lot témoin (fig. 2 d).

DISCUSSION

Hadfield (1978) a démontré que des concentrations de chlorure de succinylcholine (10^{-1} M) ou d'autres composés contenant de la choline, induisent la métamorphose des larves de Phestilla sibogae dans un délai de 2 à 3 jours. Le même auteur signale l'absence de métamorphose des larves en contact avec des solutions 10^{-1} M de chlorure d'acétylcholine, en ajoutant qu'un effet toxique se produit après 1 à 2 jours.

Hirata et Hadfield (1986) signalent que le pourcentage de larves de Ph. sibogae capable de se métamorphoser en présence des substances émises par le Corail ou par des solutions de chlorure de choline dépend de la concentration. Ainsi, ils démontrent que la dose maximale efficace de chlorure de choline est de $3,75 \times 10^{-3}$ M, des concentrations plus élevées ou plus basses n'ayant pas d'effet ou très peu sur la métamorphose des larves.

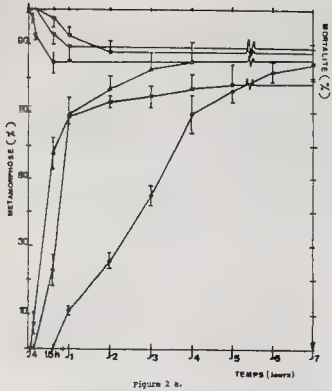


Figure 2 a.

Effet du chlorure d'acétylcholine sur la métamorphose et la mortalité cumulées (%) des larves d'Eubranchus doriae en fonction du temps (jours). Chaque point indique la moyenne sur deux essais ; les barres les écarts-types. ★ : 0,2 x 10^{-3} M ☆ : 0,2 x 10^{-4} M ● : Témoin h : heure.

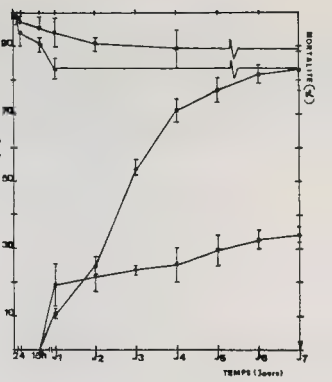


Figure 2 b.

Effet de l'adrénaline sur la métamorphose et la mortalité cumulées (%) des larves d'Eubranchus doriae, en fonction du temps (jours).
☆ : 0,2 x 10^{-4} M ● : Témoin h : heure.

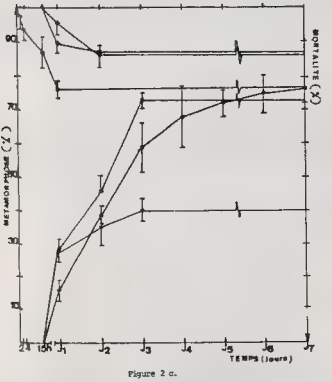


Figure 2 c.

Effet de l'asparagine sur la métamorphose et la mortalité cumulées (%) des larves d'Eubranchus doriae en fonction du temps (jours).
★ : 0,3 x 10^{-3} M ☆ : 0,3 x 10^{-4} M ● : Témoin h : heure.

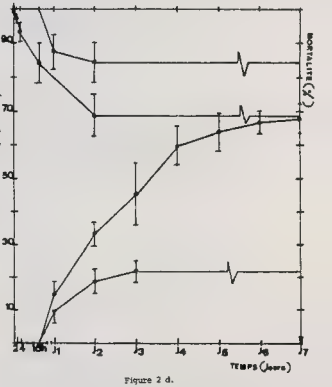


Figure 2 d.

Effet de la galactosamine sur la métamorphose et la mortalité cumulées (%) des larves d'Eubranchus doriae en fonction du temps (jours).
☆ : 0,3 x 10^{-4} M ● : Témoin h : heure.

Nous pouvons confirmer les résultats obtenus par ces auteurs avec le chlorure d'acétylcholine, et élargir à d'autres substances cette notion, à savoir que : la concentration est un facteur essentiel pour déclencher la métamorphose ; la gamme des concentrations actives est comprise entre 10^{-3} et 10^{-7}M.

Quant aux sucres et aminosucres testés, leur activité semble nettement moindre pour Phestilla sibogae (Hadfield, 1984) que pour Eubranchus doriae. Seule, une différence spécifique entre ces deux Aéolidiacés, nous semble pouvoir expliquer cet écart.

Chez les Gastéropodes, Lamellibranches et Céphalopodes, les techniques histochimiques et spectro-fluorométriques ont permis de détecter des neuromédiateurs excitants tels que la dopamine, la sérotonine, le glutamate et la FMRFamide, surtout, au niveau des jonctions neuromusculaires (Muneoka et Twarog, 1983).

L'acétylcholine est un neuromédiateur chimique dont les actions pharmacologiques sont diverses (Schmitt, 1976). Chez les Vertébrés et les Invertébrés, des récepteurs de type nicotinique existent au niveau des synapses cholinergiques du système nerveux central. Cependant, en raison de leur faible quantité, leur caractérisation n'a pas été démontrée (Betz, 1987).

Ces divers faits et résultats permettent de suggérer un mécanisme d'action différent, selon les substances, sur la métamorphose des larves d'Eubranchus : les substances bioactives à l'exception du chlorure d'acétylcholine ont une cinétique d'action comparable à celle de l'inducteur naturel. Elles permettent d'obtenir la métamorphose des larves au bout de 24 heures.

- le chlorure d'acétylcholine a une vitesse d'action supérieure aux autres substances testées à l'inducteur naturel : il aurait donc probablement un mécanisme d'action différent. On peut imaginer que le processus naturel de métamorphose induit par la substance chimique spécifique émise par K. pinnata se déroule selon le schéma (fig. 3) suivant :

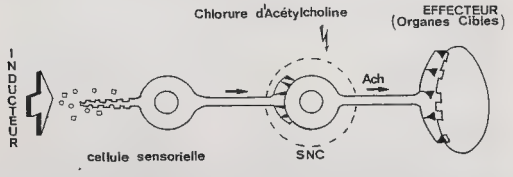


Figure 3. Représentation hypothétique de l'action des inducteurs sur la métamorphose des larves d'Eubranchus doriae. Ach = Acétylcholine, SNC : système nerveux central.

La cellule sensorielle sollicitée transmet le message au niveau du système nerveux central par l'intermédiaire d'acétylcholine. Ce dernier transmet, alors cette information vers les cellules d'organes cibles impliqués dans le processus de métamorphose, probablement grâce à l'acétylcholine. On sait d'une part que l'action de l'acétylcholine sur les récepteurs nicotiniques est d'une cinétique très rapide ; d'autre part, on peut supposer que tous les inducteurs testés, en dehors du chlorure d'acétylcholine agissent au niveau des récepteurs sensoriels, de même que le système nerveux central provoquant une réponse directe et par conséquent plus rapide des organes cibles.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAHAMONDES, L, 1986. Experimental metamorphosis induction of Eubranchus doriae (Trinchese, 1879), Nudibranchiata, Mollusca ; Prelyminary approach. in Advances in Invertebrate Reproduction H. Elsevier Science Publishers. p. 430.

BETZ, H., SCHMITT, B., BECKER, C.M., GRENNINGLOH, G., RIENITZ, A., HERMANS-BORGMEYER, L, ZOPF, D., SCHLOB, P., SAWRUC, E., et GUNDELFINGER E., 1987. Structure and biology of central nervous system neurotransmitter receptors. Biochemical Society Transactions., 15 : 107 - 108.

BONAR, D.B., 1976. Molluscan metamorphosis : a study in tissue transformation. Amer. Zool., 16 : 573 - 591.

BURKE, R.D., 1983. The induction of metamorphosis of marine invertebrate larvae stimulus and response. Can J. Zool., 61 : 1701 - 1719.

COON, S.L., BONAR, D.B., et WEINER, R.M., 1985. Induction of settlement and metamorphosis of the pacific oyster, Crassostrea gigas (Thunberg), by L-DOPA and Catecholamines, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 94 : 211 221.

COON, S.L., BONAR, D.B., et WEINER, R.M., 1986. Chemical production of cultchless oyster spat using epinephrine and norepinephrine. Aquaculture, 58 255 - 262.

CRISP, D.J., 1974. Factors effecting the settlement of marine invertebrate larvae in P.T. Grand and A.M. Mackie (Ed.), Chemoreception in marine organisms. Academic Press. New York : 177 - 265.

HADFIELD, M.G., 1977. Chemical interactions in larval settling of a marine gastropod. in D.J. Faulkner and W.H. Fenical (Ed.), Marine Natural Products Chemistry : 403 - 414.

HADFIELD, M.G., 1978. Metamorphosis in marine molluscan larvae : an analysis of stimulus and response. in F.S. Chia and M.E. Rice (Ed.), Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. Elsevier, New York 165 - 175.

MORSE, D.E., HOOKER, N., et DUNCAN, H., 1980 b. GABA induces metamorphosis in Haliotis, V : Stereochemical specificity. Brain Res. Bull., 5, Suppl. 2 : 381 - 387.

MORSE, D.E., 1985. Neurotransmitter-mimetic inducers of larval settlement an metamorphosis. Bull. Mar. Sci., 37 (2) : 697 - 706.

MUNEOKA, Y., et TWAROG, B.M., 1983. Neuromuscular transmission and excitation-contraction coupling in molluscan muscle. in K.M. Wilbur and W.D. Russel Hunter (Ed.) The Molluscs, Academie Press. New York. 4 35 - 76.

SCHMITT, H., 1976. Eléments de Pharmacologie. Flammarion Médecine-Sciences. 6ème édition. Imprimerie Nouvelle Orléans. Paris, 478 pp.

SIEGEL, S., 1956. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. Mc Graw-Hill Book Company. New-York, 312 pp.

TARDY, J.P., 1962. Observations et expériences sur la métamorphose et la croissance de Capellinia exigua (Ald. et H.) (Mollusque, Nudibranche). C.R. Hebd. Séances Acad. Sci., 254 : 2242 - 2244.

THOMPSON, T.E., 1958. The natural history, embriology, larval biology and post-larval development of Adalaria proxima (Alder and Hancock) (Gastropoda Opisthobranchia), Philos. R. Soc. London, Ser. B 242 : 1 - 58.

WEINER, R.M., SEGALL, A.M., et COLWELL, R.R., 1985. Characterization of a marine bacterium associated with Crassostrea virginica. (The Eastern Oyster). Appl. Environ. Microbiol., Jan : 83 - 90.

HADFIELD, M.G., 1984. Settlement requirements of molluscan larvae : new data on chemical and genetic roles., Aquaculture., 39 : 283 - 298.

HIRATA, K.Y., et HADFIELD, M.G., 1986. The role of choline in metamorphic induction of Phestilla (Gastropoda, Nudibranchia). Comp. Biochem. Physiol., 84 C (1) : 15 - 21.

JENSEN, R.A., et MORSE, D.E., 1984. Intraspecific facilitation of larvae recruitment : gregarious settlement of the polychaete Phragmatopoma californica (Fewkes). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 83 : 107 - 126.

LARMAN, V.M., ABBOTT, P.A., et EAST, J. 1982. Physico-chemical properties of the settlement factor proteins from the barnacle Balanus balanoides. Comp. Biochem. Physiol. 72 B : 329 - 338.

MORSE D.E., HOOKER, N., DUNCAN, H., JENSEN, L., 1979. γ - aminobutyric acid, a neurotransmitter, induces planktonic abalone larvae to settle and begin metamorphosis. Sciences., 204 : 407 - 410.

MORSE, D.E., DUNCAN, H., HOOKER, N., BALOUN, A., et YOUNG, G., 1980 a. GABA induces behavoiral and developmental metamorphosis in planktonic molluscan larvae. Fed. Prod., 39 (14) : 3237 - 3241.

HALIOTIS, 18 (1988) : 131-157.

FACTEURS INFLUENÇANT LA DIVERSITÉ DU POLYMORPHISME DE LA COQUILLE DANS LES POPULATIONS NATURELLES DE *CEPAEA NEMORALIS* (MOLL. PULMONÉS)

par

Maxime LAMOTTE

Ecole Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05

ABSTRACT : FACTORS AFFECTING UPON THE SHELL POLYMORPHISM'S VARIETY WITHIN THE *CEPAEA NEMORALIS* NATURAL POPULATIONS (MOLLUSCA, PULMONATA)

Diversity between populations is a dominant feature in the polymorphism of *Cepaea nemoralis*. On a regional scale, however, the mean frequency of the phenotypes does not vary much and the role of the climatic factors seems rather minor. It is among colonies that the frequency diversity is important, whatever the region may be. It is only partly controlled by the numerous environmental factors that characterize each colony's biotope : the topographical situation, vegetation, humidity and acidity of the soil, calcareous content, local microclimate... On the other hand, in most regions selection by predators plays a limited part only.

The part of diversity which cannot be explained by the biotope -and is therefore unpredictable- is due on one hand to simple genetic drift, and particularly to some first-rate founder effects, a proof of which is given by a frequent linkage disequilibrium between the very close B and C loci. The would-be most important part of diversity is the result of a second-rate founder effect, i.e. of local changes, at the level of the population or of wider groups, in the genetic inheritance global composition which, as far as the environmental adaptation goes, will entail different modes of polymorphism.

RÉSUMÉ

La diversité entre les populations est une caractéristique dominante du polymorphisme de *Cepaea nemoralis*. A l'échelle des régions, la fréquence moyenne des phénotypes varie cependant assez peu et le rôle des facteurs climatiques semble assez mineur. C'est entre les colonies que la diversité des fréquences est considérable, quelle que soit la région. Elle n'est qu'en partie contrôlée par les nombreux facteurs du milieu qui caractérisent le biotope de chacune : situation topographique, type de végétation, humidité et acidité du sol, teneur en calcaire, microclimat local... La sélection par les prédateurs n'a en revanche, dans la plupart des régions, qu'un rôle limité.

La diversité non expliquée par le biotope et donc imprévisible tient pour une part à de simples fluctuations fortuites et notamment à des effets de fondation de premier ordre, dont une preuve est apportée par les fréquents déséquilibres de linkage entre les locus très proches B et C. La part peut-être la plus importante de la diversité provient d'effets de fondation de second ordre, c'est-à-dire de changements locaux -à l'échelle de la population ou d'ensembles plus étendus- de la composition globale du patrimoine héréditaire entraînant pour l'adaptation au milieu des modalités différentes du polymorphisme.

Mots clés : polymorphisme, *Cepaea nemoralis*, diversité génétique, sélection, fluctuations fortuites, effets de fondation.

Keys words : polymorphism, *Cepaea nemoralis*, genetic diversity, selection, genetic drift, founder effect.

INTRODUCTION

Le polymorphisme -dans le sens le plus général de polygénotypisme- est apparu depuis quelques décennies comme une caractéristique générale de toutes les populations naturelles. Il est donc un élément essentiel de la compréhension des mécanismes de l'évolution.

Un des aspects les plus étudiés est la variabilité révélée par l'analyse électrophorétique des protéines et notamment des enzymes des organismes ; ces travaux longs et minutieux rendent toutefois difficile l'examen d'un grand nombre d'individus. Chez certaines espèces il existe aussi une variabilité du phénotype immédiatement visible des individus, et donc d'étude évidemment bien plus facile. C'est le cas notamment du Mollusque Pulmoné terrestre *Cepaea nemoralis* (Helicidae), dont la coquille peut être brune, rose ou jaune, à péristome brun ou blanc, ornée ou non de bandes sombres et celles-ci en nombre variable de 1 à 5 (fig. 1). Le déterminisme génétique de beaucoup de ces caractères est maintenant élucidé et cinq locus (C, B, P, U, T) au moins sont identifiés avec sécurité (fig. 2).

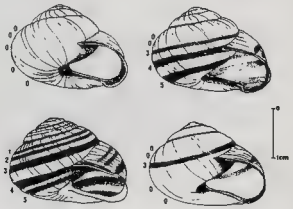


Fig. 1. Coquilles de C. nemoralis *des Pyrénées.*

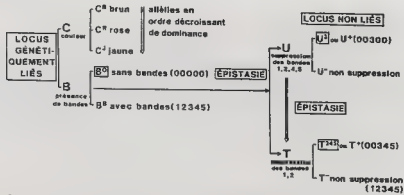


Fig. 2. Principaux locus intervenant dans le déterminisme génétique du polymorphisme de la coquille chez C. nemoralis.

Outre son polymorphisme, une autre caractéristique importante de l'espèce *C. nemoralis* est la répartition de ses représentants en populations généralement bien distinctes et d'effectif limité, auxquelles on donne souvent le nom de colonies. Selon les régions, l'effectif de ces colonies va de quelques dizaines à quelques centaines, ou de quelques centaines à quelques milliers d'individus. La

distance qui les sépare, de quelques dizaines de mètres à quelques kilomètres, et donc les échanges qui existent entre elles par l'intermédiaire de chemins de migration, dépendent des régions : à des effectifs élevés et des distances faibles, que l'on rencontre dans la vallée de la Somme par exemple, s'opposent des effectifs réduits et des distances plus grandes en Bretagne ou dans le bassin d'Aquitaine (fig. 3 et 4).

Cette répartition discontinue conduit à étudier plus particulièrement le polymorphisme à l'échelle des populations.

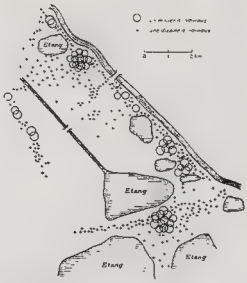


Fig. 3. Répartition sur le terrain des escargots de l'espèce C. nemoralis *dans la région de Fontaine-sur-Somme. (D'après Lamotte, 1951 et 1959).*

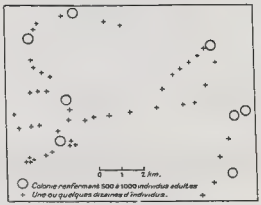


Fig. 4. Répartition sur le terrain des escargots de l'espèce C. nemoralis *dans la région de Fabas (Aquitaine) : colonies et chemins de migrations. (D'après Lamotte, 1951 et 1959).*

Le polymorphisme est présent en effet, dans chacune d'elles, mais avec des modalités extrêmement diverses. Les deux histogrammes des figures 5 et 6 relatifs aux phénotypes absence de bandes (00000) et jaune montrent bien, pour chacun de ces caractères pris isolément, l'extraordinaire diversité des fréquences qui se rencontrent dans les populations. Ils montrent aussi que le polymorphisme de la coquille existe dans la presque totalité des colonies, où il affecte en général plusieurs locus. On doit alors se demander quels sont les facteurs, internes et externes, qui interviennent pour déterminer d'une part ce **maintien du polymorphisme**, d'autre part sa **diversité**

d'une population à l'autre. En l'absence d'expérimentation, rendue impossible par la durée et l'inévitable manque de concordance avec les conditions réelles de la nature qu'impliquerait un tel travail, force est de rechercher les solutions de ces problèmes dans l'étude comparative des situations actuelles qui peuvent être observées dans la nature.

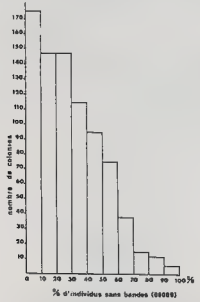


Fig. 5. Distribution des fréquences des individus sans bandes dans les populations de Cepaea nemoralis *en France. (D'après Lamotte, 1966).*

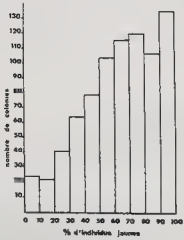


Fig. 6. Distribution des fréquences des individus jaunes dans les populations de Cepaea nemoralis *en France. (D'après Lamotte, 1966).*

Je me limiterai ici à la question de la diversité du polymorphisme dans les populations à travers l'aire de répartition de l'espèce, problème dont la solution est peut-être une des clés de l'explication du maintien même de ce polymorphisme. De l'intérêt de ce problème témoignent les très nombreux travaux qui lui ont été consacrés et aussi les controverses fort vives auxquelles il a donné et donne encore lieu.

LES VARIATIONS RÉGIONALES DES FRÉQUENCES MOYENNES

Présent dans toute l'aire de l'espèce, qui va de l'Espagne et de l'Italie à la Grande Bretagne, à l'Allemagne et à la Scandinavie, le polymorphisme de la coquille n'en présente pas moins des variations régionales qui se manifestent par une certaine diversité des **fréquences moyennes** des différents caractères.

En ce qui concerne la France, le tableau I pour le système de bandes, la figure 7 pour la couleur de la coquille, donnent une première idée de cette diversité. On voit qu'elle reste relativement limitée, notamment en ce qui concerne les caractères jaune/rose et absence/présence de bandes. Les variations donnent néanmoins à la composition de chaque région un cachet particulier, si l'on considère notamment l'ensemble des fréquences des divers systèmes de bandes comme par exemple 00300, 00345 et 00045.

Tableau I

Variation interrégionale des fréquences des principaux phénotypes du système de bandes chez C. nemoralis *(en %).*

	00000	00300	00045	00345	12345
Bretagne (Guerrucci, 1966)	27,49	40,45	0,21	0,67	29,15
Normandie (Khemici, 1987)	33,93	19,25	2,01	6,38	34,29
Région parisienne (Ratel, 1987)	20,53	19,20	15,63	10,26	31,38
Somme (Lamotte, 1966)	41,82	14,70	0,19	8,32	33,26
Nord (Lamotte, 1966)	11,32	22,07	2,07	5,76	56,33
Est (Lamotte, 1966)	46,84	10,44	0,44	23,27	13,91
Centre, Pays de Loire (Lamotte, 1966)	19,06	26,80	4,23	11,84	32,35
Massif Central (Lamotte, 1951)	15,82	27,49	0,92	6,91	44,72
Alpes (Lamotte, 1951)	28,03	8,09	2,37	7,18	49,67
Aquitaine (Lamotte, 1966)	32,88	8,36	3,74	20,19	31,03
Pyrénées (Lamotte, 1966)	27,32	10,58	0,13	7,29	49,58
Languedoc-Roussillon (André, 1973)	36,35	7,14	0,21	13,18	33,23
Provence (Gerdeaux, 1975)	16,40	34,90	0,00	0,70	48,00

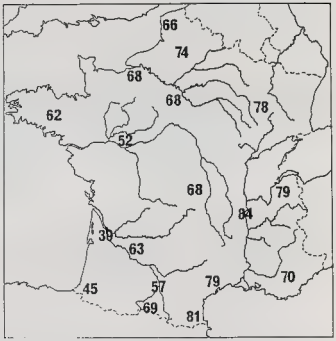


Fig. 7. Fréquences moyennes (en %) du phénotype jaune dans diverses provinces de France.

A l'échelle des seules régions de France, il est difficile de déceler de véritables gradients géographiques des fréquences. On peut seulement signaler que la forme sans bandes est plus fréquente vers l'Est que vers l'Ouest, mais aucune règle ne semble exister en ce qui concerne la variation du Nord au Sud.

Les résultats apparaissent plus anarchiques encore lorsqu'on considère les fréquences à l'échelle de sous-régions comme les départements départements (fig. 8).

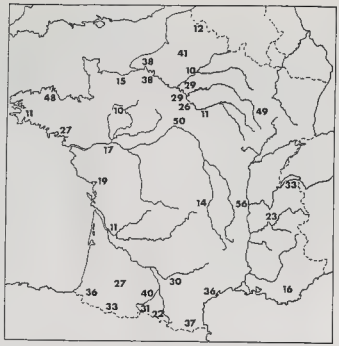


Fig. 8. Fréquences moyennes (en %) du phénotype sans bandes dans diverses régions de France.

Il est aussi à remarquer que la coloration brune de la coquille, rare en France où elle ne dépasse 1 p. cent qu'en Normandie, est en revanche mieux représentée en Grande Bretagne et au contraire pratiquement absente dans le Sud de l'aire de répartition, semblant donc être favorisée par le froid. Inversement, le phénotype jaune est plus abondant dans le Sud de l'aire que vers le Nord, et plus abondant vers l'Est, au climat continental, que vers l'Ouest, au climat plus maritime.

A la différence des phénotypes précédemment envisagés, le caractère péristome blanc présente une localisation régionale très marquée. Pratiquement absent dans presque toutes les régions, il n'existe en France que dans les parties centrale et orientale des Pyrénées, où il constitue alors une composante supplémentaire du polymorphisme.

Une autre particularité à considérer est l'association entre les caractères absence/présence de bandes et coloration jaune/rose, dont le sens peut varier selon les régions, comme le montre le tableau II.

La fréquence du phénotype avec bandes est significativement plus élevée chez les individus jaunes que chez les individus roses dans cinq régions, toutes situées dans la partie septentrionale de l'aire de l'espèce. La fréquence du phénotype avec bandes est au contraire significativement plus faible chez les individus jaunes que chez les roses dans les trois régions montagneuses du Massif Central, des Alpes et des Pyrénées. Aucune association significative n'apparaît en revanche dans les trois régions dont le climat peut être considéré comme de type atlantique : Finistère, Somme et Aquitaine.

La différenciation régionale semble donc ici présenter un certain lien avec les facteurs climatiques.

Tableau II

Association entre les caractères présence de bandes et coloration jaune ou rose de la coquille dans diverses régions.

	Fréquences des individus avec bandes (en %)	
	parmi les jaunes	parmi les roses
Région d'Oxford (Grande Bretagne)	85	76
Malborough Downs (Grande Bretagne)	73	56
Gröningen (Pays-Bas)	85	62
Nord de la France	94	75
Normandie	72	60
Finistère	73	75
Somme	58	59
Aquitaine	59	62
Massif Central	77	96
Alpes	67	84
Pyrénées	66	72

Au total, les caractéristiques régionales moyennes des divers phénotypes font donc ressortir deux faits principaux. Le premier est l'existence de différenciations qui se manifestent par des spectres différents des fréquences moyennes des divers phénotypes. Le second est une corrélation, réelle mais assez vague, entre certaines de ces fréquences et des facteurs climatiques majeurs correspondant aux températures et à la pluviosité.

LIAISONS ENTRE FACTEURS CLIMATIQUES ET FRÉQUENCES MOYENNES DES PHÉNOTYPES

Pour faire ressortir l'action de certains grands facteurs climatiques susceptibles d'avoir une influence sur la vie de l'escargot, on a recherché les variations de la fréquence moyenne des principaux phénotypes entre les zones définies par les valeurs de ces paramètres climatiques ; ainsi se trouve masqué l'effet peut-être fortuit de la localisation géographique, inéluctable dans le cas d'une espèce à déplacements limités comme *Cepaea nemoralis*.

Les tableaux III, IV et V indiquent ces variations à l'échelle de l'ensemble de la France. On y voit l'indiscutable corrélation qui lie les facteurs climatiques étudiés et la fréquence moyenne des phénotypes. Celle des individus sans bandes, par exemple, augmente nettement avec la température de juillet (tabl. III) mais aussi, fait intéressant, lorsque la température de janvier diminue (tabl. IV). Comme le caractère absence de bandes, le phénotype jaune se montre supérieur dans les conditions extrêmes aussi bien de froid que de chaud (voir tabl. IV).

Les variations en fonction des précipitations annuelles sont moins nettes et plus difficiles à interpréter, mais la fréquence des individus sans bandes semble néanmoins passer par un minimum pour des valeurs intermédiaires de la pluviosité (tabl. V).

Tableau III

Fréquences moyennes de la forme sans bandes (00000) en fonction de la température moyenne du mois de juillet. (D'après Lamotte, 1951, 1959 et 1966).

Température moyenne de juillet	16-18°C	18-19°C	19-20°C	20-21°C	> 21°C
Fréquence moyenne (%) des individus 00000	22	24	26	29	30

Tableau IV

Fréquences moyennes des formes jaunes et sans bandes en fonction de la température moyenne du mois de janvier. (D'après Lamotte, 1951, 1959 et 1966).

Température moyenne de janvier	< 0°C	0-2°C	2-4°C	> 4°C
Fréquence moyenne (%) des individus jaunes	79	73	61	58
Fréquence moyenne (%) des individus 00000	30	29	24	24

Tableau V

Fréquences moyennes de la forme sans bandes (00000) en fonction des précipitations annuelles. (D'après Lamotte, 1951)

Moyenne annuelle des précipitations	< 600 mm	600-800 mm	800-1.000 mm	> 1.000 mm
Fréquence moyenne (%) des individus 00000	28	26	22	32

Il n'est pas sans intérêt de souligner que ces différences des fréquences moyennes en fonction des facteurs externes sont en accord avec les expériences de laboratoire sur la résistance des divers phénotypes au froid et au chaud. Ces travaux ont en effet montré la résistance plus grande des individus sans bandes et des individus jaunes tant à la chaleur -et à l'ensoleillement- qu'au froid (tabl. VI).

Tableau VI

Mortalité (exprimée en %) des principaux phénotypes de C. nemoralis *soumis à une lumière chauffante, à une température de 35°C, à une température de -8°C. (D'après Lamotte, 1959 et 1966).*

Phénotypes	Exposition à une lumière chauffante	Exposition de 40 heures à 35°C	Exposition de 3 heures à -8°C
00000	17	26	46
00300	32	34	42
12345	36	29	56
Jaunes	23	26	46
Roses	38	34	50

Eu égard à la dispersion des fréquences liée aux écarts interrégionaux, les variations en fonction des grands facteurs du milieu apparaissent évidemment avec plus de netteté au sein d'une région limitée. On retrouve ainsi dans les Alpes l'effet de l'augmentation de la température du mois de juillet sur la fréquence du phénotype sans bandes (tabl. VII).

Tableau VII

Fréquences moyennes des individus sans bandes (00000) en fonction de la pluviosité annuelle dans les Alpes. (D'après Contesse, 1963).

Pluviosité (en mm)	600-700	700-800	800-900	900-1.000	1.000-1.200
Nombre de colonies	28	43	31	59	42
Fréquence moyenne (%) des individus 00000	43,9	37,4	30,6	20,0	19,0

En Bretagne a été mise en évidence une diminution de la fréquence du phénotype jaune avec l'accroissement de la pluviosité (fig. 9), mais aucune action sur la fréquence du phénotype sans bandes (fig. 10), contrairement à ce que l'on peut observer dans les Alpes (tabl. VIII).

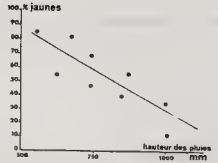


Fig. 9. Variations de la fréquence moyenne (en %) des individus sans bandes (00000) en Bretagne en fonction de la hauteur des pluies. (D'après Guerrucci-Henrion, 1966).

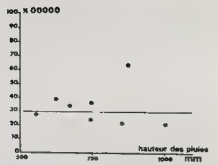


Fig. 10. Variations de la fréquence moyenne (en %) des individus jaunes en Bretagne en fonction de la hauteur des pluies. (D'après Guerrucci-Henrion, 1966).

Tableau VIII

Fréquences moyennes des individus sans bandes (00000) en fonction des températures moyennes de juillet dans les Alpes. (D'après Contesse, 1963).

Température moyenne de juillet	15-18°C	18-20°C	20-22°C	> 22°C
Nombre de colonies	48	61	75	28
Fréquence moyenne (%) des individus 00000	18,0	17,9	35,6	44,8

Des variations des fréquences phénotypiques en relation avec des facteurs climatiques ont été mises en évidence dans différentes régions par divers auteurs parmi lesquels on peut citer notamment Arnold (1968, 1969) dans les Pyrénées, en Touraine et en Grande Bretagne, et Ramos (1984) dans les Pyrénées. Elles s'accompagnent toujours, comme on va le voir plus tard, d'une grande diversité entre les populations même soumises à des conditions apparemment voisines.

LA DIVERSITÉ DES FRÉQUENCES PARMI LES POPULATIONS

Les variations mises en évidence dans les pages qui précèdent concernaient les fréquences moyennes des phénotypes à l'échelle des régions géographiques ou encore de zones correspondant à des valeurs déterminées d'un facteur important du milieu, température ou pluviosité. Comme elles portant sur des nombres élevés d'individus et de colonies, les différences mises en évidence sont généralement significatives. Elles traduisent tout à la fois une indiscutable action des facteurs du milieu sur la fréquence moyenne du caractère et l'existence entre les ensembles régionaux de populations d'une différenciation génétique liée à leur éloignement et donc à leur relatif isolement.

Les différences de fréquences moyennes restent toutefois relativement modérées ; à l'échelle **des populations prises individuellement**, en revanche, les fréquences des principaux phénotypes qui caractérisent le polymorphisme sont bien plus variables, les valeurs extrêmes 0 et 1 pouvant même se rencontrer -mais exceptionnellement- dans certaines populations "monomorphes". Cette diversité déjà signalée à l'échelle de la France (voir fig. 5 et 6) se retrouve dans toutes les régions, comme le montrent les figures 11 et 12. On peut seulement remarquer que la distribution des fréquences dépend non seulement du caractère considéré, ce qui semble tout à fait normal, mais aussi de la région. Ainsi les

dispersions des fréquences du phénotype jaune comme celles du phénotype sans bandes sont sensiblement plus grandes en Aquitaine et en Bretagne -où les populations sont isolées et d'effectif plus restreint- que dans la Somme où elles sont plus nombreuses et plus rapprochées (voir fig. 3 et 4).

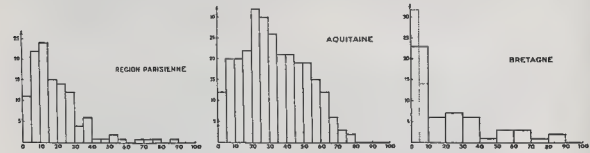


Fig. 11. Distribution des fréquences (en %) du phénotype sans bandes dans les populations de la région parisienne, de l'Aquitaine et de la Bretagne. (D'après Lamotte, 1959).

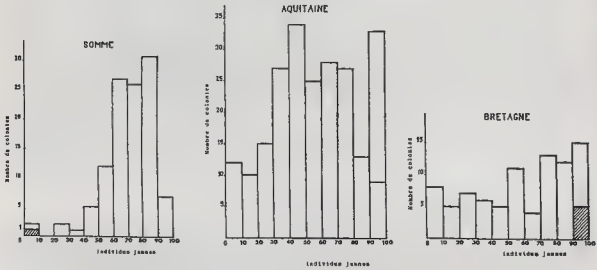


Fig. 12. Distribution des fréquences (en %) du phénotype jaune dans les populations de la Somme, de l'Aquitaine et de la Bretagne. (D'après Lamotte, 1959).

La divergence entre certaines régions est plus apparente encore dans le cas des phénotypes 00300 et 00345, comme on peut le voir sur les histogrammes des figures 13 et 14.

Cette diversité des fréquences au sein des ensembles régionaux existe même dans le cadre de zones climatiques établies avec précision. On l'observe par exemple pour le phénotype sans bandes dans les Alpes au sein des zones définies par la température de juillet (fig. 15).

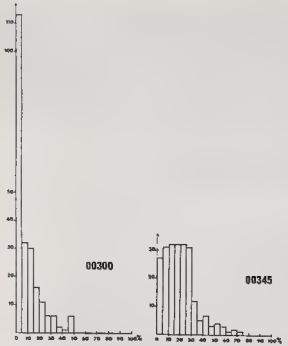


Fig. 13. Distribuion des fréquences des formes 00345 et 00300 dans les colonies de Cepaea nemoralis*de la région d'Aquitaine. (D'après Lamotte, 1954 et 1966).*

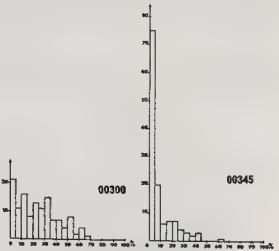


Fig. 14. Distribution des fréquences des formes 00300 et 00345 dans les colonies de Cepaea nemoralis*de la région parisienne. (D'après Lamotte, 1954 et 1966).*

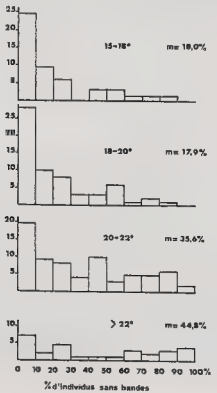


Fig. 15. Distribution des fréquences des individus sans bandes au sein de population de Cepaea nemoralis *des Alpes dans les différentes zones climatiques définies par la température moyenne de juillet. (D'après Contesse, 1963)*

On la retrouve encore dans les vallées pyrénéennes. Elle y masque en partie les variations moyennes que déterminent les fort gradients des facteurs climatiques liés à l'altitude. Dans la vallée de l'Ariège, par exemple, des variations importantes existent dans le secteur de basse altitude, au climat doux et humide ; elles sont bien plus réduites dans la partie moyenne de la vallée, particulièrement humide et nuageuse, et dans la partie supérieure, au climat froid en hiver et très ensoleillé en été (fig. 16).

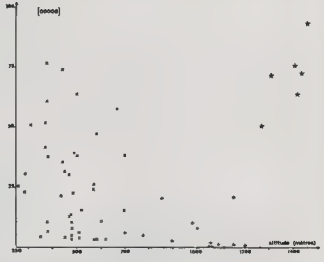


Fig. 16. Fréquence du caractère 00000 en fonction de l'altitude dans les populations de Cepaea nemoralis *de la vallée de l'Ariège. (D'après Lamotte, 1968).*

La grande dispersion des fréquences phénotypiques qui caractérise les diverses populations de *C. nemoralis* au sein d'une région, même lorsque les conditions climatiques y sont relativement homogènes, conduit à s'interroger sur les mécanismes qui interviennent réellement dans le déterminisme de cette diversité.

On peut penser tout d'abord, évidemment, à une action sélective déterminant rigoureusement les niveaux d'équilibre des diverses fréquences géniques en fonction des caractéristiques -les facteurs abiotiques et biotiques- du milieu local.

L'explication tout à fait opposée, liée au fait que les populations de l'espèce sont de faible effectif -et passent souvent par des valeurs extrêmement réduites-, considère la diversité des fréquences comme la conséquence de fluctuations purement fortuites sans rapport avec les facteurs externes.

La présence simultanée de ces deux catégories de phénomènes en détermine une troisième : les facteurs du milieu conduisent bien dans chaque population à un équilibre sélectif -éventuellement modulé par des fluctuations fortuites-, mais cet équilibre dépend étroitement de l'ensemble du patrimoine héréditaire de la population, c'est-à-dire qu'il est déterminé de façon imprévisible par les événements fortuits qui ont présidé à la fondation de la colonie par un nombre très réduit d'individus (effets de fondation de second ordre).

Les observations accumulées depuis maintenant plusieurs décennies dans diverses parties de l'aire de l'espèce, de la Grande Bretagne aux Pyrénées en passant par la Bretagne, la Normandie, la région parisienne, l'Aquitaine et la Provence, apportent quelques éléments de réponse à la question de l'existence et de l'importance relative de ces types de mécanismes.

LE RÔLE DIRECTEUR DES FACTEURS DU MILIEU LOCAL

Très tôt, divers auteurs avaient attiré l'attention sur le rapport qui semblait exister entre la composition phénotypique d'une colonie et le biotope dans lequel elle vivait : une fréquence élevée des individus jaunes et sans bandes caractérisait des milieux découverts et ensoleillés, les individus roses abondant plutôt dans les milieux ombreux (Taylor, 1911 ; Schildder, 1925 ; Boettger, 1931). Fait curieux, d'autres auteurs avaient au contraire conclu à une absence totale de corrélation entre le milieu et la composition des colonies (Diver, 1939 ; Schilder, 1950).

Cain et Sheppard (1950, 1954) ont repris, à propos des populations de la région d'Oxford, l'idée d'un accord étroit entre la composition phénotypique et le biotope. De fait, le tableau IX fait apparaître, tant pour la forme sans bandes que pour la forme jaune, de fortes différences des fréquences moyennes entre les trois principaux biotopes.

Tableau IX

Fréquences moyennes des formes jaunes et sans bandes dans différents biotopes en Grande Bretagne. (D'après Cain et Sheppard, 1954).

	Bois de hêtres et de chênes	Bois d'essences diverses	Herbages
Fréquence des individus jaunes (%)	12,4	25,7	63,5
Fréquence des individus sans bandes (%)	48,4	31,1	18,5

Des résultats rappelant ceux de la région d'Oxford ont été trouvés également en France, notamment en Aquitaine, en ce qui concerne le caractère jaune (tabl. X). Pour le phénotype absence de bandes, en revanche, aucune différence n'apparaît dans cette région entre les divers biotopes.

Tableau X

Fréquences moyennes des formes jaune et sans bandes dans différents biotopes en Aquitaine. (D'après Lamotte, 1951, 1959 et 1966).

	Bois de chênes	Haies	Herbages
Fréquence des individus jaunes (%)	35		67
Fréquence des individus sans bandes (%)	34	37	33

Il serait très inexact de penser que la relation mise en évidence entre la composition phénotypique et le type de biotope où vit la population correspond à un déterminisme strict. Au sein de chacun des biotopes qui viennent d'être définis se manifeste une dispersion très grande des fréquences. Le fait apparaît avec netteté, aussi bien pour le caractère jaune que pour l'absence de bandes, sur la figure 17 relative à des populations de Grande Bretagne étudiées par Cain et Sheppard (1954). Goodhart (1962) en a fourni également un bel exemple dans son analyse détaillée d'une longue population linéaire. Une dispersion plus grande encore caractérise les colonies d'Aquitaine, tout spécialement en ce qui concerne le phénotype 00000 pour lequel n'existe, comme on l'a vu, aucune variation systématique avec le biotope (fig. 18).

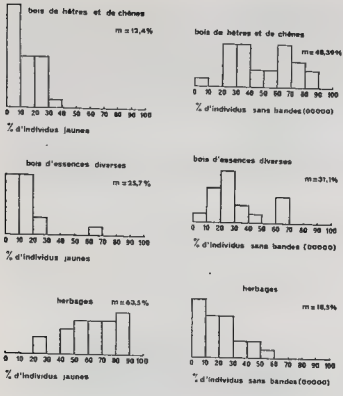


Fig. 17. Distribution des fréquences de la forme jaune et de la forme sans bandes dans les populations de différents biotopes en Grande Bretagne. (D'après Cain et Sheppard, 1954).

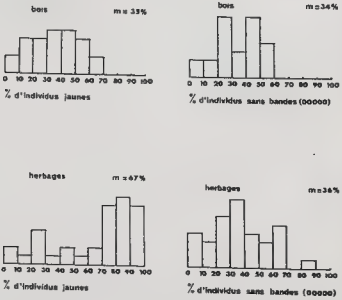


Fig. 18. Distribution des fréquences de la forme jaune et de la forme sans bandes dans les populations de différents biotopes en Aquitaine. (D'après Lamotte, 1959 et 1966).

Il est certain toutefois qu'un biotope ne saurait être défini par une unique caractéristique et que son rôle sélectif a toute chance d'être lié à de multiples facteurs.

Aussi une analyse plus globale a-t-elle été réalisée sur plus de 86 colonies et de 5.000 individus par Gerdeaux (1978) **en Provence**, dans le Sud-Est de la France, une région où le climat et la végétation manifestent des variations importantes. Au total 22 variables écologiques ont été retenues pour caractériser chaque biotope : des données géographiques, des données écologiques, des données climatiques, des données sur la végétation et une variable traduisant l'artificialisation du milieu par l'Homme. Les variables phénotypiques considérées étaient les fréquences des phénotypes jaune, 00000, 00300, 12345 et bandes pâles.

L'analyse canonique globale a montré une forte corrélation entre la composition phénotyique des populations et les facteurs du milieu. Les préférences écologiques ont pu être dégagées pour les divers phénotypes.

La situation géographique et le type de formation végétale apparaissent prépondérants quant à la distribution du phénotype jaune : ce caractère est attaché aux régions sèches et aux formations herbacées. Ces conclusions abondent dans le sens des précédents auteurs, notamment de André (1973) en Langedoc-Roussillon.

Pluviométrie, altitude, formation et couverture végétales montrent d'étroites relations avec la fréquence du phénotype 00000 : les individus sans bandes colonisent préférentiellement des milieux secs, de faible altitude, à formation herbacée ouverte.

Le phénotype 00300 est influencé, lui, par quatre facteurs primordiaux : pluviométrie, microclimat local, situation topographique, acidité du sol. Son milieu optimal est humide, non exposé au sud, situé dans des dépressions ou des fonds de vallée, sur sol relativement acide.

Quant au caractère 12345, il ne semble pas manifester de préférences marquées, mais se rencontre plutôt dans les biotopes où le caractère 00300 ne trouve pas de conditions optimales.

L'ensemble de ces résultats traduit des relations indiscutables entre facteurs du milieu et polymorphisme des populations naturelles de *Cepaea nemoralis*, même s'il s'est également développé par ailleurs lors de la création des diverses colonies des stocks géniques réagissant de façons différentes à l'action de ces facteurs.

En Normandie, où près de 13.000 individus ont été collectés et plus de 80 populations étudiées, l'analyse canonique a également révélé une liaison entre composition phénotypique des populations et facteurs du milieu (Khemici, 1987).

Deux groupes de facteurs interviennent. Le premier correspond à des influence climatiques (températures des mois de mai et de juillet, précipitations annuelles), à des facteurs physiques (pH et pourcentage de carbonate de clacium du sol), enfin à l'altitude et à la distance à la mer. Le second groupe traduit une influence relativement modeste du substrat végétal, notamment du recouvrement des strates.

La régression multiple ainsi que l'étude des corrélations permettent la discrimination des préférences des divers phénotypes. Le phénotype jaune affectionne les pH plutôt alcalins et les biotopes à des températures de mai et de juillet minimales ; il présente en outre, une corrélation négative avec la présence des Muscinées, indicatrices d'humidité. Le phénotype sans bandes semble influencé par le recouvrement de la strate arbustive, la pente, l'indice d'aridité de juillet et la température de juillet. Les préférences écologiques du phénotype 00300 sont liées à l'influence du recouvrement de la strate

arbustive, à la surface recouverte par les pierrailles, à la température du mois de mai, au degré d'ouverture des strates ligneuses basses et au pH du sol. Quant au phénotype 12345, il semble n'avoir que des exigences écologiques peu strictes.

Au total, la variabilité expliquée demeure toutefois faible, peut-être en rapport aves les changements du milieu végétal auxquels sont sujettes les populations naturelles de Normandie et qui expliquent ainsi la prépondérance des effets des facteurs climatiques.

Les travaux faits **dans la région parisienne**, qui ont porté sur 78 populations ont fait apparaître également l'existence de groupes locaux géographiquement délimités (Ratel, 1987). L'analyse canonique confirme par ailleurs l'existence de liaisons linéaires entre les variables écologiques et phénotypiques. Parmi les facteurs du milieu influant sur la composition phénotypique figurent le climat (température moyenne, pluviométrie), la topographie (pente, altitude), l'ouverture du milieu (recouvrement de la litière et des strates de la végétation) et la texture du substrat. Des conclusions relatives aux préférences écologiques des divers phénotypes, il ressort que les individus jaunes préfèrent les milieux herbacés et faiblement couverts, un pH du sol plutôt élevé, des terrains en pente (donc plus secs). Le phénotype sans bandes 00000 préfère un sol caillouteux, des milieux peu perturbés. De même 00300 préfère les milieux secs, herbacés, tandis que le phénotype 12345 semble très peu sensible à l'action du milieu.

Il ressort de ces diverses études que les caractéristiques du biotope, si elles ont une action sur les fréquences des phénotypes dans la population, et tout spécialement sur la fréquence des caractères jaune ou rose de la coquille, ne les déterminent qu'avec peu de rigueur. C'est dire que des phénomènes de nature fortuite -imprévisibles- tiennent aussi une place importante.

LE PROBLÈME DE LA SÉLECTION PAR LES PRÉDATEURS

On a voulu envisager dans les pages qui précèdent l'action résultante des facteurs du milieu sur la composition des colonies de *Cepaea* sans en rechercher les modalités précises. Depuis de nombreuses années certains auteurs, et notamment Haviland et Pitt (1919), ont décrit la prédation exercée par la Grive musicienne (*Turdus musicus*) sur les populations de *Cepaea* dont on retrouve des amas de coquilles brisées autour de certaines pierres qualifiées d'enclumes. Dans leurs premiers travaux Cain et Sheppard (1950, 1954) ont même fait de cette prédation le facteur essentiel de diversification des fréquences dans des populations de la région d'Oxford, avec une action prédatrice différentielle variant selon le type d'habitat. Cain et Currey (1963a, b, c, 1968), en introduisant plus tard le terme à vrai dire bien ambigu d'**area effect** ont reconnu que la sélection visuelle n'avait pas, dans d'autres régions de la Grande Bretagne, l'importance primordiale suggérée précédemment. Il est intéressant de tenter de préciser davantage le rôle réel de ces phénomènes de prédation dans la diversité du polymorphisme de *Cepaea*.

Il est certain que, dans certaines colonies, des quantités parfois non négligeables d'individus adultes ou subadultes sont détruites par un prédateur, ainsi qu'en font foi les coquilles restant sur le terrain (tabl. XI et XII). Il est vrai également qu'il existe parfois, mais dans un nombre bien plus limité encore de populations, une sélection différentielle des diverses morphes, et plus précisément une destruction au détriment de la forme sans bandes (voir tabl. XI). Une telle sélection ne semble pas s'exercer, en revanche, entre les phénotypes jaune et rose (voir tabl. XII)

Tableau XI

Proportions du phénotype sans bandes parmi les coquilles brisées et chez les individus intacts dans quelques colonies de Cepaea nemoralis. *(D'après Lamotte, 1950, 1951 et 1959). * : valeur significative.*

Colonies	Coquilles brisées			Individus intacts			χ^2
	sans bandes	avec bandes	% sans bandes	sans bandes	avec bandes	% sans bandes	
Fontaine (Somme)	30	68	30,6	195	342	36,7	1,18
Fontaine (Somme)	54	48	52,9	276	237	53,4	1,20
Chemin du Long (Somme)	211	280	42,9	886	1.227	41,9	0,18
Bray (Somme)	65	99	39,6	32	61	34,4	0,69
Pont de l'Etoile (Somme)	37	37	50,0	63	79	44,3	0,62
Coquerel (Somme)	1.160	1.025	53,1	3.856	4.031	48,9	12,06*
Marquéglise (Somme)	20	33	37,7	26	73	26,0	2,12
Guyancourt (Rég. paris.)	28	107	20,7	39	126	23,7	0,36
Orsay (Rég. paris.)	9	55	14,1	13	120	9,8	0,80
Lozère (Rég. paris.)	12	84	12,5	5	42	10,6	0,10
Limon (Rég. paris.)	12	36	25,0	16	100	13,8	3,01
Villebon (Rég. paris.)	32	130	50,4	125	175	41,7	4,20*
Mondilhan (Aquitaine)	6	39	13,3	16	81	16,5	0,23
Fabas (Aquitaine)	107	80	57,2	65	92	41,4	8,50*

Le plus souvent, cependant, aucun choix significatif n'apparaît entre les diverses formes, même avec et sans bandes. Certes, le nombre d'individus observés peut n'être pas suffisant pour permettre une conclusion définitive. Souvent aussi, en France notamment, c'est en hiver, sur des escargots enfouis, que les Grives exercent leur prédation et ce qu'elles aperçoivent en grattant le sol est un opercule blanc nacré, et non le dessin ou la couleur de la coquille (Lamotte, 1949, 1956). Très souvent aussi ce sont des Rongeurs, non des Oiseaux, qui consomment les escargots ; tel est spécialement le cas dans les milieux à dominante herbacée, tandis que les Oiseaux opèrent surtout dans les milieux dont le sol est découvert, sous les taillis par exemple. Or les Rongeurs ne paraissent exercer aucune prédation différentielle selon les phénotypes.

Il reste toutefois que l'on sait peu de choses sur la prédation -et par conséquent la sélection- sur les jeunes individus, ingérés avec leur coquille. On peut seulement dire que leur coloration et souvent même leur système de bandes sont fort peu reconnaissables.

LE RÔLE DIVERSIFIANT DES ÉVÉNEMENTS FORTUITS DE PREMIER ORDRE

La part importante de la diversité des fréquences phénotypiques -et donc géniques- qui n'est pas expliquée par l'action des facteurs du milieu mérite, tout autant que les relations mises en évidence avec ces facteurs, d'être prise en considération. Il se peut, certes, que certains facteurs aient été oubliés, mais il serait bien étonnant qu'ils jouent un rôle plus important que celui des nombreux facteurs pris en compte.

L'existence de fluctuations fortuites des fréquences géniques est par ailleurs mathématiquement inéluctable. De fait, il n'existe de niveau d'équilibre strict pour une population que si son effectif peut être considéré comme illimité... et si les facteurs sélectifs de l'équilibre restent constants dans le temps.

Tableau XII

Proportions du phénotype jaune parmi les coquilles brisées et parmi les individus intacts dans quelques colonies de Cepaea nemoralis. *(D'après Lamotte, 1959). * : valeur significative.*

Colonies	Coquilles brisées			Individus intacts			χ^2
	Jaune	Rose	% de jaune	Jaune	Rose	% de jaune	
Orsay	79	41	66	47	17	73	1,06
Marquéglise	23	30	43	53	44	36	2,04
Lésigny	11	8	58	50	90	36	3,48
Mondilhan	33	12	73	80	17	82	1,58
Bricon	17	48	26	39	83	32	0,68
Emerainville	41	42	49	15	19	44	0,27
Sinsat	27	13	67	38	28	57	0,97
Beugné	56	52	52	23	11	68	2,59
Clisson	16	15	52	24	24	50	0,02
Guyancourt	85	50	63	89	76	54	2,47
Châteaufort	23	10	70	128	30	81	2,11
Montdidier	15	8	65	78	43	64	0,05
Orsay	45	21	68	90	39	70	0,05
Bagneux	33	34	49	105	132	44	0,52
Corbie	175	21	89	323	39	89	0,00
Villebon	219	43	84	252	48	84	0,02
Lozère	54	42	56	22	25	47	1,13
Villebois	43	6	88	218	44	83	0,63
Limon	25	23	52	56	60	48	0,20
Petit Saclay	71	51	58	48	30	62	0,22
Saint-Aubin	37	7	84	199	57	78	0,90
L'Isle-en-Dodon	22	7	76	88	16	85	1,21
Long	62	36	63	297	240	55	2,14
Fontaine	25	17	59	81	83	49	1,37
Pont Rémy	24	13	65	80	59	58	0,65
Long	21	11	66	52	25	68	0,04
L'Etoile	105	55	66	120	80	60	1,20
Bray	138	26	84	73	20	78	1,29
Liercourt	31	9	77	154	56	73	0,30
Sorel	14	8	64	111	119	48	1,90
Vimy	253	68	79	693	179	79	0,06
Vieulaines	9	7	56	107	60	64	0,38
Saclay	94	40	70	125	55	69	0,02
Castelnau	17	10	63	123	50	71	0,69
Seissan	16	12	57	256	147	64	0,46
Gournay	37	25	60	381	343	52	1,14
Bures	72	88	45	122	203	37	1,84
Condé	120	41	75	633	152	81	2,43
Veulettes	414	18	89	304	34	90	0,18
Quesnes	106	26	80	50	19	72	0,15
Avesnes-sur-Helpe	92	8	92	151	32	82	4,79*
Saint-Hilaire	22	15	59	133	79	63	0,14

Lorsque l'effectif d'une population est restreint, la fréquence d'équilibre théorique qui correspondrait à un effectif illimité n'est plus rigoureusement définie. C'est précisément le cas chez les *Cepaea*, dont les populations sont, nous l'avons vu, de l'ordre de quelques centaines plus souvent que de plusieurs milliers. Bien plus, cet effectif est variable et peut passer par des valeurs très faibles lorsque les conditions sont défavorables et aussi lors de la fondation des colonies, phénomène fréquent, compte tenu de leur instabilité, liée elle-même à l'instabilité des biotopes où elles vivent.

S. Wright a montré dès 1931 que cette seule dispersion due à des effectifs réduits pouvait suffire à maintenir une diversité considérable de polymorphisme entre les populations, même en l'absence de toute sélection (fig. 19). Il n'y a plus alors, pour une population, une unique fréquence d'équilibre mais une loi de probabilité dont la dispersion est d'autant plus grande que l'effectif est plus réduit, pouvant même conduire à l'élimination de l'un ou l'autre des deux allèles d'un locus.

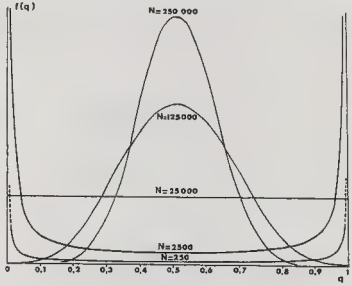


Fig. 19. Distribution théorique $f(q) = K\, q^{4Nv-1}(1-q)^{4Nu-1}$ *de la fréquence q de l'allèle a dans les populations d'effectifs N de 250 à 250.000 individus pour des taux de mutation* $u = v = 10^{-5}$ *et en l'absence de sélection.*

La dispersion ainsi introduite conduit à des fréquences diverses selon les populations mais aussi, pour une même population, à une fréquence variable dans le temps au cours des générations. Comme on l'a signalé, cette variation est très accentuée par l'instabilité des colonies qui disparaissent et se créent avec une fréquence non négligeable : le changement fortuit ainsi provoqué par ce phénomène qui implique le passage par un effectif de un ou quelques individus, a été qualifié d'effet de fondation de premier ordre (Lamotte, 1985 ; Génermont et Lamotte, 1986).

L'existence de ces phénomènes fortuits a été mise en évidence de trois façons. La première est l'observation de colonies de faible effectif récemment fondées, ou encore de populations à plusieurs décennies d'intervalle. La seconde est la comparaison des distributions des fréquences géniques dans les colonies de grand ou au contraire de faible effectif. La troisième enfin est la mise en évidence de déséquilibres de linkage de sens différent dans des colonies voisines situées dans des conditions de milieu semblables.

L'effet de fondation de premier ordre, c'est-à-dire l'établissement d'une colonie par quelques individus dont la composition phénotypique est parfois très différente de celle de l'ensemble régional, a été observé dans des populations de faible effectif -quelques dizaines d'individus- bien isolées et sans doute installées depuis très peu de temps, de la région de Collobrières, en Provence. On peut penser que ces colonies avaient pour fondateurs un nombre vraiment très réduit d'individus.

Il a été possible par ailleurs de retrouver à diverses occasions des populations étudiées plusieurs années, voire plusieurs dizaines d'année auparavant, et de noter l'évolution de leurs fréquences géniques. Sans entrer ici dans le détail, il est apparu que dans les populations dont le biotope n'avait pas changé et dont les effectifs étaient toujours restés importants, les fréquences avaient très peu varié même après quelques décennies, et cela pour l'ensemble des phénotypes (fig. 20a). Des changements sensibles ont pu apparaître en revanche lorsque le milieu s'était profondément modifié, par exemple dans le cas où un taillis avait été coupé et avait laissé la place à une friche. Enfin des changements significatifs ont pu également se produire lorsque, au cours du temps, la colonie a été presque détruite et s'est ensuite reconstituée. Tel est le cas représenté par la figure 20b, illustration de l'effet d'un phénomène de destruction et reconstitution de population (Goodhart, 1956).

Fig. 20. Changement de la composition de deux populations de C. nemoralis *après quelques décennies.*
a : la population de Cracknow Hill n'a presque pas changé entre 1911 et 1953.
b : la population du Château de Janville s'est profondément modifiée entre 1906 et 1953 à la suite d'une disparition presque complète puis d'une reconstitution de la colonie (effet de fondation). (D'après Goodhart, 1956).

L'importance des variations des fréquences géniques -et donc phénotypiques- liées à des fluctuations fortuites est par définition en rapport avec l'effectif des populations. Celui-ci est variable dans le temps, certes, mais sa valeur actuelle a des chances d'en être au moins une approximation. On a donc comparé la distribution des fréquences géniques d'une part parmi les populations d'effectif élevé ($N > 3.000$) et parmi celles de faible effectif ($N < 1.000$). Il est alors apparu que la dispersion était sensiblement plus élevée parmi les petites populations que parmi les grandes ; $\sigma^2 = 35 \times 10^{-3}$ et $\sigma^2 = 16 \times$

10^{-3} dans le cas du gène d'absence de bandes ; $\sigma^2 = 53 \times 10^{-3}$ et $\sigma^2 = 29 \times 10^{-3}$ dans le cas du gène jaune (fig. 21).

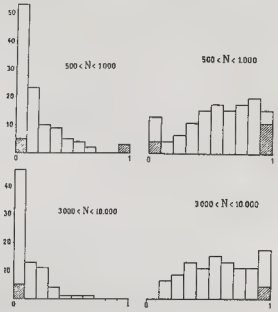


Fig. 21. Distribution des fréquences des phénotypes sans bandes (à gauche) et des phénotypes jaunes dans les populations de C. nemoralis à faible effectif (en haut) et à fort effectif (en bas). En grisé, les populations où la fréquence du caractère est 0 ou 1. (D'après Lamotte, 1951, 1952 et 1959).

Le troisième fait à l'appui du rôle que jouent les phénomènes fortuits, et notamment les effets de **fondation**, est constitué par les situations nées de la **liaison génétique** étroite qui existe entre les deux principaux locus du polymorphisme, B et C.

Dans une population d'effectif infini, tout déséquilibre génique lié à une association de caractères -par exemple des individus tous $\frac{B^2 C^2}{B^2 C^2}$ et $\frac{B^2 C}{B^2 C}$ au départ, se trouve progressivement éliminé au cours des générations, mais cela d'autant plus lentement que la liaison entre les deux locus est plus étroite (fig. 22).

Dans des populations relativement instables, les déséquilibres initiaux pouvant exister lors de la formation d'une colonie n'ont souvent pas le temps de s'effacer, lorsque le taux de recombinaison est faible -c'est-à-dire la liaison entre les locus étroite- et il subsiste ainsi dans beaucoup de populations des déséquilibres géniques.

Tel est le cas précisément chez *C. nemoralis* en ce qui concerne les gènes des locus B et C, entre lesquels la liaison est très étroite puisque le taux de recombinaison a été estimé à c = 0,003. La distribution du taux de déséquilibre est distribué avec une variance élevée autour de la valeur moyenne propre à la région (fig. 23). Les nombreuses valeurs significatives de ce déséquilibre et leur distribution anarchique sur le terrain traduisent des phénomènes fortuits et plus précisément sans doute un effet de fondation de premier ordre (fig. 24).

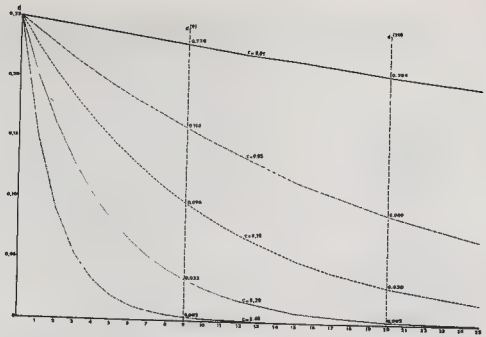


Fig. 22. Evolution au cours des générations successives du déséquilibre de linkage d dans une population d'effectif illimité en fonction du taux de recombinaison c. Courbes correspondant à des valeurs allant de c = 0,01 à c = 0,40.

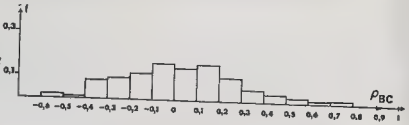


Fig. 23. Distribution (en fréquences relatives) du déséquilibre de linkage ρ_{BC} dans les populations d'Aquitaine. (D'après Lamotte, 1975).

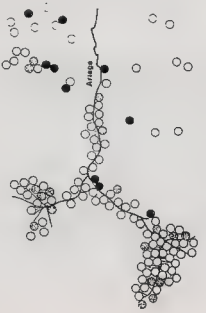


Fig. 24. Types d'association entre les locus couleur de la coquille et présence ou absence de bandes dans les populations de C. nemoralis de la vallée de l'Ariège. Points noirs : colonies avec association significative entre jaune et sans bandes ; points en grisé : association significative entre jaune et présence de bandes. (D'après Kassem, 1987).

Une analyse théorique de ces phénomènes reprise par Coursol et Lamotte (1973) permet, moyennant certaines hypothèses sur les coefficients de mutation, de calculer la variance de la distribution des déséquilibres (mesurés par un paramètre ρ) en fonction du taux de recombinaison c entre les locus. Inversement, la connaissance de la variance de la distribution des déséquilibres ρ permet d'estimer le taux de recombinaison c. Il est remarquable que les divers résultats observés dans les populations naturelles confirment pleinement la valeur de c obtenue expérimentalement dans les élevages.

Cette dispersion des déséquilibres de linkage apporte une belle confirmation du rôle des effets de fondation. Elle se superpose à une déviation systématique moyenne observée dans certaines régions (voir plus haut) et qui, portant sur un très grand nombre d'individus, ne peut provenir, elle, que de phénomènes de sélection.

Remarquable également est le fait que la dispersion est bien plus forte dans les régions où les populations sont plus isolées et de plus petit effectif comme dans le Finistère et, dans une moindre mesure, en Aquitaine, plus faible au contraire, dans la Somme où les effectifs sont élevés et les populations mal isolées (Coursol et Lamotte, 1973).

LE RÔLE DIVERSIFIANT DES ÉVÉNEMENTS FORTUITS DE SECOND ORDRE

Les trois types de faits qui viennent d'être présentés peuvent difficilement être compris sans l'intervention de phénomènes fortuits et tout spécialement d'effets de fondation que rend inévitable l'instabilité dans le temps de populations souvent liées à des biotopes temporaires. La dispersion des fréquences ainsi expliquée, si elle ne peut être quantifiée exactement, apparaît toutefois faible et même, semble-t-il, d'un ordre de grandeur bien inférieur à la variation encore considérable que laissait inexpliquée l'action directrice des facteurs du milieu.

Autrement dit, une part importante de la diversité des fréquences dans les populations naturelles semble imprédictible à partir d'une connaissance si précise soit-elle des facteurs du milieu. Elle mérite en ce sens la qualification de fortuite, mais elle n'est pas explicable par les seules fluctuations fortuites du premier ordre, même en tenant compte des effets de fondation.

Une interprétation qui satisfait à ces deux conditions est fournie par les **effets de fondation de second ordre** dont le schéma de la figure 25 rappelle le principe (Lamotte, 1985 ; Génermont et Lamotte, 1986). Par suite du passage par un stade à très faible effectif (fondation) il s'est produit une perte de certains allèles (l'allèle a dans le cas de la figure 25) et, par là, un remaniement du patrimoine héréditaire de la population conduisant à de nouveaux équilibres géniques, comme celui de B et b dans la figure 25. Des processus de ce type expliquent parfaitement la diversité observée entre les colonies, comme aussi celle qui, par suite des échanges géniques entre colonies voisines, affecte des ensembles de populations locales.

Le type de variation locale observée en de nombreux points de l'aire de l'espèce semble particulièrement en accord avec un rôle important joué par les phénomènes de fondation de second ordre que justifient tout à la fois la relative constance des fréquences au sein d'une colonie et les écarts importants qui s'observent entre populations voisines malgré l'effet relativement contraignant des

facteurs climatiques locaux. Des équilibres existent en fonction du milieu mais ils varient d'une colonie à l'autre par suite des différences de l'ensemble de leurs patrimoines héréditaires.

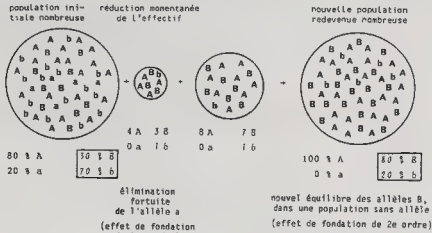


Fig. 25. Représentation schématique de l'effet de fondation de deuxième ordre : la disparition de l'allèle a entraîne dans le génome un nouvel équilibre -imprévisible- des allèles B, b.

Les analyses factorielles réalisées dans les vallées pyrénéennes et qui font intervenir les diverses composantes du polymorphisme traduisent bien ces phénomènes dont la figure 26 donne un exemple pris entre beaucoup d'autres.

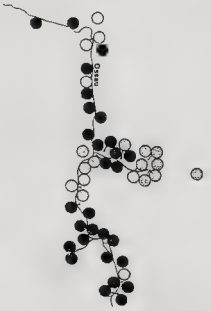


Fig. 26. Répartition sur le terrain des populations de C. nemoralis *distinguées par le facteur I de l'analyse factorielle dans la Vallée d'Ossau. Points noirs : coordonnées positives ; points en grisé : coordonnées négatives ; points blancs : proches de zéro.(D'après Kassem, 1987).*

Cette intervention des phénomènes fortuits de second ordre semble combler le fossé qui séparait les partisans d'un déterminisme strict des fréquences géniques de ceux qui refusaient

d'ignorer la part d'imprévisible et d'indéterminé qui affectait manifestement la composition des populations.

CONCLUSIONS

Un certain nombre d'enseignements ressortent des faits qui viennent d'être présentés.

Le premier est l'**existence indiscutable d'une action des facteurs du milieu** sur les fréquences des divers allèles qui interviennent dans le polymorphisme de *Cepaea nemoralis*. Ces facteurs sont manifestement multiples. Sans vouloir considérer les mécanismes mêmes de cette action du milieu, on peut au moins rechercher s'il existe une corrélation entre les facteurs et la composition génique -donc phénotypique- de la population. Deux échelles spatiales peuvent être prises en compte.

A l'**échelle régionale**, ce sont les **facteurs climatiques** qui s'imposent évidemment à l'attention. L'étendue de leur variation est considérable, car l'aire de l'espèce *C. nemoralis* s'étend sur de vastes territoires, depuis l'Ecosse jusqu'à l'Italie et l'Espagne, depuis la France occidentale jusqu'à l'Allemagne. Les moyennes régionales des fréquences phénotypiques peuvent ainsi être mises en rapport avec les grands facteurs climatiques, parmi lesquels on pense d'abord aux températures, maximales de l'été, minimales de l'hiver, mais aussi à la pluviosité, au rayonnement lumineux. Or, dans l'ensemble, les fréquences présentent bien des variations, mais celles-ci sont faibles c'est-à-dire que le polymorphisme est assez peu variable, en moyenne, au sein de l'aire de répartition de l'espèce.

Au contraire de cette relative constance des fréquences moyennes régionales, il existe à l'**échelle des populations individuelles**, dont l'effectif va de quelques dizaines à quelques milliers d'individus, une extrême diversité des fréquences géniques. On peut mettre cette diversité en rapport avec celle des milieux où vivent les populations, milieu dans lesquels varient de multiples paramètres · présence ou absence de prédateurs, nature de ces prédateurs, mais aussi la nature et la texture du sol, son pH, sa richesse en calcaire, son humidité, les diverses caractéristiques microclimatiques, l'ombrage ou l'ensoleillement, le type de végétation, son couvert... De fait, les analyses factorielles réalisées ont fait apparaître une indiscutable liaison entre la composition de la colonie et l'ensemble de ces facteurs locaux du milieu. Il ne s'agit toutefois que d'une dépendance partielle, qui laisse encore inexpliquée une large part de la variabilité et conduit donc à rattacher celle-ci à des phénomènes "fortuits" au sens large.

Les phénomènes fortuits qui interviennent dans l'espèce *C. nemoralis* sont en fait de deux types bien distincts. Le premier consiste en **fluctuations au hasard** de chacune des fréquences géniques, en rapport avec l'effectif limité des populations et notamment aux **effets de fondation** qui les affectent souvent car il s'agit de populations vivant en général dans des milieux instables. Une preuve de ces fluctuations est fournie par l'existence -la persistance- de nombreux déséquilibres géniques qui peuvent être de signes opposés à quelques kilomètres de distance.

L'autre type de variations fortuites, d'une importance certainement considérable, est la réalisation d'équilibres sélectifs différents à la suite d'**effets de fondation de deuxième ordre**, c'est-à-dire portant sur l'isolement de pools géniques particuliers à partir du patrimoine global de l'espèce. Cette individualisation de patrimoines géniques particuliers, remarquons-le, ne se manifeste pas seulement à l'échelle d'une colonie isolée, mais concerne aussi des ensembles locaux plus vastes et

même des populations régionales : des compositions locales différenciées existent, caractérisées par des fréquences géniques moyennes originales, en accord avec les facteurs du milieu régional mais cet accord se trouvant modulé par le contexte génique où sont inclus ces gènes.

Les divers résultats qui viennent d'être passés en revue contribuent à la compréhension des mécanismes qui influent sur la diversité des fréquences géniques du polymorphisme parmi les différentes populations de l'espèce *C. nemoralis*. Par les effets de fondation de second ordre, ils font le lien entre l'existence d'une influence sélective non négligeable des facteurs du milieu et la part d'imprévisible -de fortuit- que traduit la très partielle corrélation entre ces facteurs et la composition des colonies.

BIBLIOGRAPHIE

ANDRÉ, J., 1973. Recherches écologiques sur les populations de *Cepaea nemoralis* (L.) du Languedoc et du Roussillon. Thèse Doct. 3e Cycle, Univ. Paris VI : 148 p. + figs.

ARNOLD, R.W., 1968. Studies on *Cepaea*. VII. Climatic selection in *Cepaea nemoralis* (L.) in the Pyrenees. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, **253** : 549-593.

ARNOLD, R.W., 1969. The effects of selection by climate on the land-snail *Cepaea nemoralis* (L.). *Evolution*, **23** : 370-378.

BOETTGER, C.R., 1931. Die Entstehung von Populationen mit bestimmter Variantenzahl bei der Landschneckengattung *Cepaea*. *Zeit. f. ind. Abst. u. Vererb.*, **58** : 295-316.

CAIN, A.J., et CURREY, J.D., 1963a. - Area effects in *Cepaea*. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, B **246** :1-81.

CAIN, A.J., et CURREY, J.D., 1963b. - Area effects in *Cepaea* on the Larkhill Artillery Ranges, Salisbury Plain. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, **45** : 1-15.

CAIN, A.J., et CURREY, J.D., 1963c. - The causes of area effects. *Heredity*, **18** : 467-471.

CAIN, A.J., et SHEPPARD, P.M, 1950. Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. *Heredity*, **4** : 275-294.

CAIN, A.J., et SHEPPARD, P.M, 1954. Natural selection in *Cepaea*. *Genetics*, **39** : 89-116.

CONTESSE, G., 1963. - Recherches sur les populations naturelles de l'escargot *Cepaea nemoralis* dans les Alpes françaises. Mém. D.E.S., Fac. Sc. Paris : 42 p.

COURSOL, J., et LAMOTTE, M., 1973. Distribution conjointe des fréquences géniques en deux locus liés dans les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* L. (Mollusques Pulmonés). Le cas des locus B et C dans les populations de la Somme, de la Bretagne et de l'Aquitaine. *C.R. Acad. Sc. Paris*, D, **277** : 1377-1380.

DIVER, C.,1939. Aspects of the study of variation in snails. *J. Conch.*, **21** : 91-141.

GÉNERMONT, J., et LAMOTTE, M., 1986. Place et rôle de l'adaptation dans l'évolution des organismes. *Boll. Zool.*, **53** : 215-237

GERDEAUX, D., 1975. Recherches écologiques sur les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* L. de Provence. Thèse Doct. 3e Cycle, Univ. Paris VI : 78 p. + Ann.

GERDEAUX, D., 1978. Le polymorphisme de *Cepaea nemoralis* (L.) en Provence ; ses relations avec le milieu. *Arch. Zool. exp. gén.*, **119** : 565-584.

GOODHART, C.B.,1956. Genetic stability in populations of the polymorphic snail, *Cepaea nemoralis* L. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, **167** : 50-67.

GOODHART, C.B., 1962. Stability and change in a population of *Cepaea nemoralis* L. Résumé communication Groninge.

GUERRUCCI-HENRION, M.A., 1966. Recherches sur les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* en Bretagne. *Arch. Zool. exp. gén.*, **107** : 369-417.

HAVILAND, M.D., et PITT, F., 1919. The selection of *C. nemoralis* by the Songthrush (*Turdus musicus*). *Ann. a. mag. of Nat. Hist. 9e ser.*, **3** : 525.

KASSEM, I., 1987. La variation géographique des polymorphismes phénotypique et enzymatique dans les populations de *Cepaea nemoralis* des Pyrénées françaises. *Publ. Lab. Zool. ENS*, 33 : 191p.

KIIEMICI, E., 1987. Recherches sur la variabilité phénotypique des populations de *Cepaea nemoralis* (L.) et de *Cepaea hortensis* (M.) (Gastéropodes Pulmonés) de la Normandie. Thèse Doct. 3e Cycle, Univ. Paris VI, 121 p.

LAMOTTE, M., 1949. Sur le rôle sélectif de l'aspect phénotypique des variété de l'Escargot des bois (*C. n.*). *C.R. Acad. Sc. Paris*, **228** : 1353-1354.

LAMOTTE, M., 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis*. *Bull. Biol. Fr.*, **35** : 239 p.

LAMOTTE, M., 1952. Le rôle des fluctuations fortuites dans la diversité des populations naturelles de *Cepaea nemoralis*. *Heredity*, **6** : 333-343.

LAMOTTE, M., 1954. Distribution en France des divers systèmes de bandes chez *Cepaea nemoralis*. *J. Conch.*, **94** : 125-147.

LAMOTTE, M., 1959. Polymorphism in natural populations of *Cepaea nemoralis*. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **24** : 65-86.

LAMOTTE, M., 1966 . Les facteurs de la diversité du polymorphisme dans les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.). *Lav. Soc. Malac. It.*, **3** : 33-73.

LAMOTTE, M., 1968. L'influence de l'altitude sur la fréquence du caractère "absence de bandes" dans les populations de *Cepaea nemoralis* (Mollusques Helicidae) des Pyrénées françaises. *C.R. Acad. Sc. Paris.*, D **267** : 1649-1652.

LAMOTTE, M., 1985. L'intervention du hasard dans les mécanismes de l'évolution. *Le Courrier du CNRS*, 59 : 33.

RAMOS, M.A., 1984. Polymorphism of *Cepaea nemoralis* (Gastropoda, Helicidae) in the Spanish occidental Pyrénées. *Malacologia*, **25** : 325-341.

RATEL, M.O., 1987. Recherches sur la variabilité phénotypique des populations de *Cepaea nemoralis* (L.) et de *Cepaea hortensis* (M.) (Gastéropodes Pulmonés) de la région parisienne. Thèse Doct. 3e Cycle, Univ. Paris VI, 176 p.

SCHILDDER, F.A., 1925. Zur Variabilität von *Cepaea. Z. indukt. Abstamm.- u. VererbLehre*, 39 : 249-280.

SCHILDER, F.A., 1950. Die Ursachen der Variabilität bei *Cepaea. Biol. Zbl.*, **69** : 79-103.

TAYLOR, J.H., 1911. *Land and Freshwater mollusca of the British Isles*. Taylor Brothers, Leeds.

WRIGHT, S., 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, **16** :97-159.

HALIOTIS, 18 (1988) : 159-169.

STRUCTURES PARTICULIERES DU TRACTUS DIGESTIF D'UN BIVALVE SYMBIOTIQUE, *THYASIRA FLEXUOSA* MONTAGU (THYASIRIDAE)

par

Anne DONVAL, Marcel LE PENNEC, Angèle HERRY, Marcel DIOURIS* et Dario MORAGA

Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences - 29287 BREST Cedex

**Laboratoire de Physiologie Végétale - Faculté des Sciences - 29287 BREST Cedex*

ABSTRACT : TYPICAL STRUCTURES OF THE DIGESTIVE TRACT IN A SYMBIOTIC BIVALVE *THYASIRA FLEXUOSA* MONTAGU (THYASIRIDAE).

Recent observations of bacterial symbiotic associations in the gills of some bivalve (Lucinidae and Thyasiridae) raise questions concerning the role of the digestive tract in nutrition.

The digestive tract morphology of *Thyasira flexuosa* (Montagu) is very unusual Digestive tubules and gonadic elements are contained in lateral pouches of the organism. Digestive ducts are absent in this species.

Ultrastructural studies reveal further peculiarities. Although both cellular types (secretory and absortive) are present, the latter are greatly modified in comparaison to the model generally observed in bivalve molluscs.

RESUME :

La mise en évidence récente d'associations symbiotiques bactériennes dans les branchies de Lucinidae et Thyasiridae littoraux pose le problème du rôle de l'appareil digestif dans la nutrition de ces Bivalves.

Chez *Thyasira flexuosa* (Montagu), la morphologie de l'appareil digestif est particulière : des poches latérales très diverticulées englobent les tubules digestifs et des éléments gonadiques. Les conduits de la glande digestive sont absents chez cette espèce.

L'étude ultrastructurale montre d'autres caractères originaux. Si les deux catégories cellulaires, cellules sécrétrices et absorbantes sont présentes, ces dernières sont profondément modifiées par rapport au modèle généralement rencontré chez les mollusques bivalves.

Mots-Clés : Ultrastructure, glande digestive, *Thyasira flexuosa*, bivalve, milieu axonique

Key-words : Ultrastructure, digestive gland, *Thyasira flexuosa*, bivalve, reduced biotope.

INTRODUCTION

De récentes études réalisées sur les mollusques bivalves marins vivant dans des milieux anoxiques littoraux ont mis en évidence la présence de bactéries endocellulaires symbiotiques localisées dans les branchies (Fisher et Hand, 1984 ; Schweimanns et Felbeck, 1985 ; Dando et Southward, 1986 ; Southward, 1986 ; Herry et Le Pennec, 1987 ; Le Pennec et al., 1987).

Les résultats obtenus par ces auteurs montrent que ces bactéries chimioautotrophes sont progressivement dégradées dans les bactériocytes des branchies et qu'elles contribuent ainsi à la nutrition des bivalves. La question qui se pose est donc de savoir quelle est la part réelle jouée par l'appareil digestif dans la nutrition de ces bivalves habitant les milieux anoxiques.

Chez les bivalves ayant des bactéries endosymbiotiques, on remarque des modifications plus ou moins poussées de l'appareil digestif. Dans les cas extrêmes, comme chez des

espèces du genre *Solemya*, ce dernier est absent (Reid, 1980) et l'alimentation de ces bivalves se fait donc essentiellement à partir de la symbiose avec les bactéries. Dans la majorité des cas, comme chez les bivalves des sources hydrothermales de la ride orientale du Pacifique ou ceux des zones de subduction du Japon, les modifications ne concernent que certaines composantes du tractus digestif et notamment les diverticules digestifs (Hily et al., 1986 ; Le Pennec et Fiala-Medioni, 1986).

Jusqu'à présent, les seules données que l'on possède sur le tractus digestif des bivalves côtiers vivant dans les milieux réducteurs, ont été obtenues par Allen (1958), après observations de coupes histologiques réalisées chez les Lucinacea. Or, pour bien comprendre le fonctionnement de l'appareil digestif, il est nécessaire de connaître les caractéristiques ultrastructurales de la glande digestive qui en constitue l'élément essentiel. C'est pourquoi, en prenant comme exemple le Lucinidé commun *Thyasira flexuosa* Montagu, qui vit dans les vases ou les sables vaseux anoxiques, nous avons entrepris l'étude ultrastructurale des diverticules digestifs. Enfin, il est important de savoir si, en supposant que la glande digestive de cette espèce ait les mêmes caractéristiques que celle des bivalves des milieux oxygénés, l'abondance ou la rareté du phytoplancton a une influence sur le fonctionnement de l'appareil digestif.

MATERIEL ET METHODES

Les animaux ont été prélevés à basse mer, lors de marées de vives eaux (coefficient 90) en hiver 1986 (novembre et décembre), au cours du printemps 1987 (avril et mai) et enfin en septembre 1987. Pour les observations en microscopie électronique, des fragments de tractus digestif sont préfixés dans une solution du glutaraldéhyde à 2 % dans un tampon cacodylate 0,2 M à pH = 7,3. Après un lavage dans le même tampon, une post-fixation est effectuée dans une solution de tétroxyde d'osmium à 1 %. Après déshydratation, l'imprégnation et l'inclusion sont faites dans le mélange de résines epoxy selon Spurr (1969).

A chaque prélèvement quelques individus sont fixés au liquide de Bouin et inclus dans la paraffine pour les observations histologiques.

En mai et septembre 1987, quelques specimens ont été congelés dans l'isopentane refroidi par de l'azote liquide, puis conservés au congélateur à - 80°C avant d'être coupés au cryotome pour l'étude histoenzymologique. La recherche des activités enzymatiques a été conduite selon les techniques exposées dans le tableau 1.

TABLEAU 1 : Techniques d'histoenzymologie

ENZYME	SUBSTRAT	REFERENCE
α D glucosidase	6 bromo 2 naphthyl α D glycopyranoside	Rutenburg et al (1959)
nacetyl-glucosaminidase	naphtol ASBI glucosaminide	Moore (1976)
β glucuronidase	naphtol ASBI glucuronide	Moore (1976)
phosphatase acide	α naphthyl phosphate de Na	Grogg et Pearse d'après Gabe (1968)
phosphatase alcaline	α naphthyl phosphate de Na	Gomori d'après Gabe (1968)
estérases	acétate naphthyl	Burstone d'après Gabe (1968)
aminopeptidase I	leucyl 4 methoxy naphthylamide	Moore (1976)

RESULTATS

- Etude anatomique

La masse viscérale, enveloppée par les épaisses branchies se compose d'une partie centrale à laquelle sont accolées deux expansions latérales symétriques (pl. 1, fig. 1) que Allen (1958) a décrit sous le terme de "visceral pouches". Ces diverticules contiennent la glande digestive. Les tubules digestifs ramifiés confluent vers un goulot étroit par lequel ils débouchent directement dans l'estomac sans intermédiaire de conduits.

Des éléments gonadiques sont également présents dans les poches viscérales (pl. 1, fig. 2). Les ovocytes restent étroitement accolés aux tubules digestifs avant d'être expulsés.

- Etude ultrastructurale

La majeure partie des tubules digestifs est uniformément constituée de cellules très vacuolisées (pl. 1, fig. 2). Dans le fond des cryptes, des cellules au cytoplasme dense voisinent avec d'autres cellules au cytoplasme plus hétérogène contenant des vacuoles et des grains denses (pl. 1, fig. 3).

. Les cellules sécrétrices

Elles sont regroupées en ilôts denses ; chez les échantillons prélevés en hiver, un réticulum endoplasmique granuleux occupe le volume cellulaire. Les lamelles de reticulum, parallèles aux membranes latérales, s'orientent en anneaux concentriques autour du noyau (pl. 1, fig. 4). Des citernes et vésicules ergastoplasmiques sont visibles dans la région centrale. Le noyau, de forme allongée contient de l'hétérochromatine en mottes éparses dans l'euchromatine. Le nucléole est peu apparent. De nombreuses mitochondries s'intercalent entre les lamelles ergastoplasmiques à la base de la cellule (pl. 1, fig. 5).

Sur les échantillons prélevés au printemps, des modifications ultrastructurales sensibles apparaissent (pl. 2, fig. 1). Au voisinage du noyau se développe un appareil de Golgi aux saccules dilatées. Celles-ci sont remplies d'un matériel homogène dense que l'on retrouve dans les grains de sécrétion à proximité. Des plages de glycogène et quelques globules lipidiques s'observent dans le cytoplasme. Dans le noyau, le volume du nucléole augmente et de la chromatine périnucléolaire se forme.

Quelques cellules sécrétrices présentent un aspect différent de celles que nous venons de décrire (pl. 2, fig. 2). L'ergastoplasme est clairsemé et les lamelles désorganisées tendent à former des vésicules ou des citernes. Des grains de sécrétion sont présents mais l'appareil de Golgi ne montrent pas d'activité.

. Les cellules vacuolisées ou cellules digestives

Les cellules digestives, de forme allongée, reposent sur une lame basale doublée de fibres musculaires. Leur noyau est rejeté en position basale (pl. 2, fig. 3).

En hiver, le cytoplasme clair, contient peu d'organites cellulaires surtout composés de quelques rares mitochondries et des fragments d'ergastoplasme. Les éléments les plus abondants sont des vacuoles au contenu homogène et qui se regroupent fréquemment en macrovacuoles. Dans la région apicale (pl. 2, fig. 4), on observe une autre catégorie de vacuoles remplies de matériel hétérogène granuleux, réparti en couronne périphérique. La membrane apicale, en contact avec la lumière du tubule, est irrégulière et ne possède que peu ou pas de microvillosités.

Chez les individus prélevés au printemps, des modifications se produisent également dans les cellules digestives. L'évolution est surtout évidente dans la région apicale où l'on observe de nombreuses microvillosités, des vésicules et de grandes vacuoles irrégulières très claires (pl. 3, fig. 1). Des dictyosomes entrent en activité (pl. 3, fig. 2) et des amas de glycogène se répartissent entre les vacuoles et à la base des cellules (pl. 3, fig. 3) où ils s'accumulent en plages étendues. Des granules apparaissent dans l'espace intercellulaire entre les tubules digestifs et les cellules sexuelles (pl. 3, fig. 4).

. La troisième catégorie est représentée par des cellules entièrement vacuolisées (pl. 3, fig. 5). Limitées par une membrane souvent fragmentée, les vacuoles contiennent des éléments fibrillaires ou finement granuleux ainsi que des grains denses (pl. 3, fig. 6). Elles sont généralement regroupées en macrovacuoles comprimant quelques rares organites et le noyau à la base. Ces cellules, constituant la majeure partie des tubules, ne présentent pas de variations entre l'hiver et le printemps.

- Etude histoenzymologique

Les résultats de l'étude histoenzymologique sont notés dans le tableau 2.

Tableau 2 - Activités enzymatiques décelées dans les tubules digestifs de *Thyasira flexuosa*

	FOND DES TUBULES	REGION MOYENNE DES TUBULES
Amylase	-	-
α D glucosidase	-	-
n acétyl-glucosaminidase	+	+
β glucuronidase	+	+
Phosphatase acide	+	+
Phosphatase alcaline	-	-
Estérases	+	-
Aminopeptidase 1	-	-

Légende de la planche 1

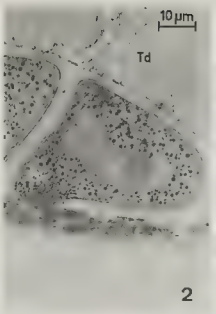
Figure 1 - Coupe de *Thyasira flexuosa*. Branchies (Br), glande digestive (Gd), estomac (Es).

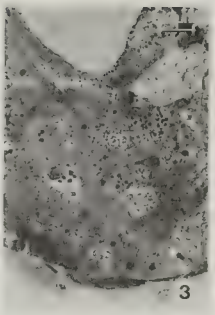
Figure 2 - Coupe semi-fine d'un tubule digestif montrant les ovocytes (Ov) accolés à la paroi des tubules digestifs (Td).

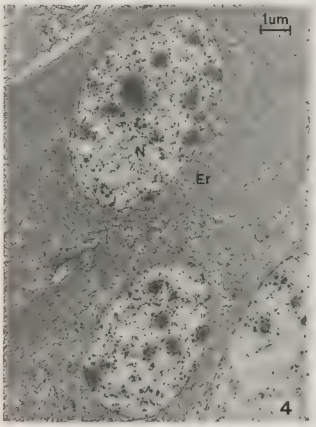
Figure 3 - Extrémité d'un tubule digestif. Les cellules sécrétrices denses (CS) voisinent avec les cellules digestives vacuolisées (CD).

Figure 4 - Cellule sécrétrice chez un individu prélevé en hiver. ergastoplasme (Er), noyau (N).

Figure 5 - Base d'une cellule sécrétrice. Mitochondrie (mi), fibres musculaires (fm), noyau (N), cellule digestive (CD).







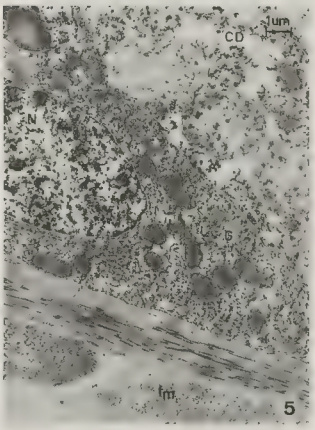


Planche 1

Les activités enzymatiques décelées dans les tubules digestifs sont faibles et concernent des enzymes caractéristiques des lysosomes.

DISCUSSION

Les résultats obtenus par l'étude de la glande digestive de diverses espèces de mollusques bivalves comme *Lasaea rubra* (Mc Quiston, 1969), *Cardium edule* (Owen, 1970), *Mya arenaria* (Pal, 1971, 1972), *Mytilus edulis* (Thompson et al., 1974), *Ruditapes philippinarum* (Hily, 1983), *Crassostrea gigas* (Lebesnerais, 1985), *Ruditapes decussatus* (Henry, 1984 a et b, 1987) confirment la présence d'au moins deux catégories cellulaires dans les tubules digestifs : la cellule dense sécrétrice et la cellule claire digestive. Ces deux types cellulaires existent aussi chez *Thyasira flexuosa*, mais leur aspect évolue suivant la saison.

La cellule dense que l'on peut observer au printemps offre tous les éléments d'une cellule sécrétrice comme par exemple : un ergastoplasme développé, des Golgi actifs, une accumulation de grains de sécrétion. Toutefois, il n'a pas été possible d'observer, au cours de cette étude, de cellule sécrétrice bordant la lumière du tubule. Le problème de la libération des produits synthétisés reste posé. En hiver, l'aspect de la cellule sécrétrice reflète une réduction des activités qui se traduit notamment par l'aspect des dictyosomes.

La cellule digestive des bivalves a pour rôle essentiel la digestion intracellulaire du matériel exogène en partie lysé, entré par pinocytose, et qui se trouve englobé dans des vacuoles ou phagosomes. Les hydrolases lysosomales pénètrent dans les phagosomes et assurent la dégradation du matériel intravacuolaire. Les hétérolysosomes évoluent par la suite en corps résiduels qui sont expulsés. L'étude ultrastructurale et la présence d'enzymes telles que la phosphatase acide et la n acétyl glucosaminidase confirment l'existence d'un système lysosomal (Moore et al., 1980). Chez *Thyasira flexuosa* on retrouve des éléments de la structure classique dce la cellule digestive, mais on remarque que les activités de pinocytose sont absentes en hiver. A cette période, les vacuoles cytoplasmiques correspondent à des hétérophagosomes ou des corps résiduels représentant un stade de digestion avancé. Au printemps, la présence des vacuoles claires ou phagosomes et de microvillosités révèle une légère reprise des activités de pinocytose.

Légende de la planche 2

Figure 1 - Cellule sécrétrice (prélèvement de printemps). Les dictyosomes entrent en activité.

Figure 2 - Cellule sécrétrice montrant un ergastoplasme clairsemé.

Figure 3 - Partie basale d'une cellule digestive (prélèvement hivernal). Le cytoplasme contient des vacuoles et macrovacuoles.

Figure 4 - Partie apicale d'une cellule digestive (prélèvement hivernal). Les microvillosités sont rares.
Noyau (N), golgi (G), grains de sécrétions (GS), globule lipidique (gl), ergastoplasme (Er), vacuole (V), macrovacuole (Mv), microvillosité (mv), lame basale (lb) fibres musculaires (fm).

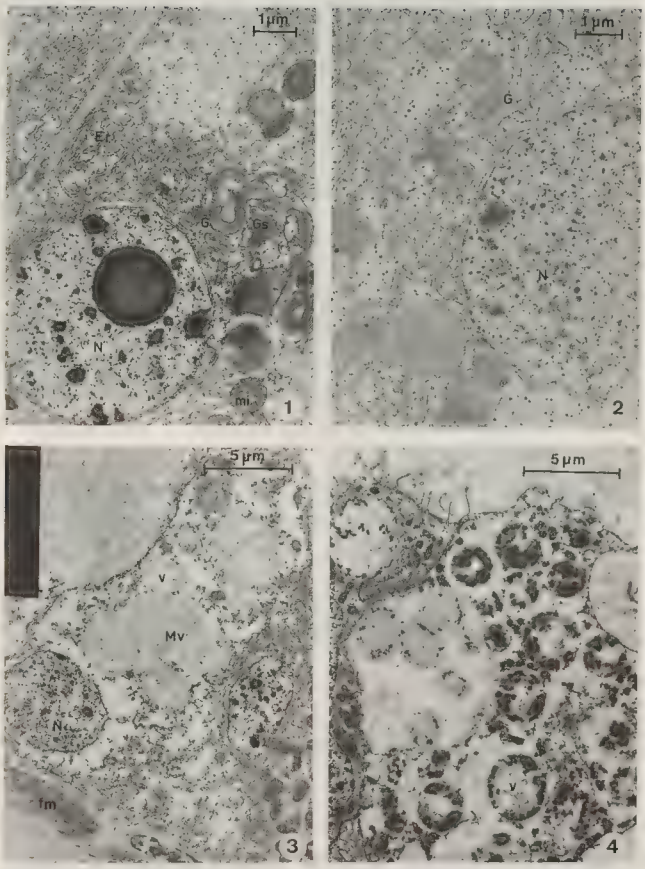


Planche 2

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Les cellules très vacuolisées représentent vraisemblablement le stade ultime de l'évolution des cellules digestives qui sont envahies par les résidus de digestion. L'abondance de ces structures est un argument corroborant une réduction d'activité des tubules digestifs. En effet, des formations macrovacuolaires analogues ont été décrites chez *Mytilus edulis* (Thompson et al., 1974), à la suite d'un jeûne ou d'un stress. Ces formations s'accompagnent généralement d'une perte de cytoplasme, lysé par autophagie (Moore et al., 1979).

Les caractères particuliers des tubules digestifs de *Thyasira flexuosa* sont liés à un fonctionnement réduit de la glande digestive résultant des conditions de vie de ces bivalves. Vivant dans les vases anoxiques, cette espèce ne dispose pas dans son environnement de nourriture microphagique abondante. L'absence de conduits de la glande digestive pourrait être lié à ces conditions de vie. De structure plus ou moins complexe, ces conduits sont impliqués dans des processus de tri de nutriments et deviennent inutiles dans des conditions de volume alimentaire réduit.

Chez *Thyasira flexuosa*, la régression fonctionnelle de la glande digestive donne toute son importance à l'association symbiotique avec des bactéries chimioautotrophes, en particulier pendant les mois d'hiver lorsque le phytoplancton est rare.

Légende de la planche 3

Figure 1 - Partie apicale d'une cellule digestive (prélèvement printanier). Des vacuoles claires apparaissent et des microvillosités se développent.

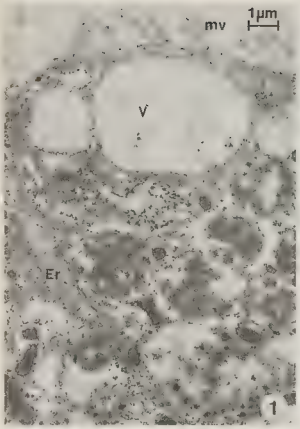
Figure 2 - Détail d'une cellule digestive. Activité des dictyosomes.

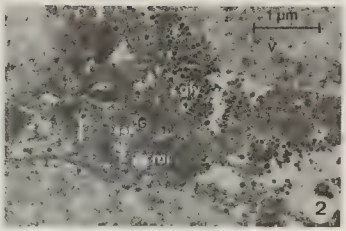
Figure 3 - Accumulation de glycogène à la base d'une cellule digestive.

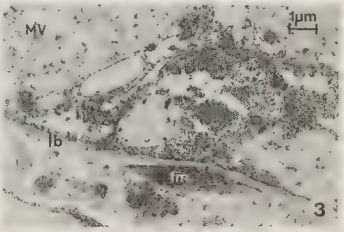
Figure 4 - Espace intercellulaire contenant du glycogène et des globules lipidiques.

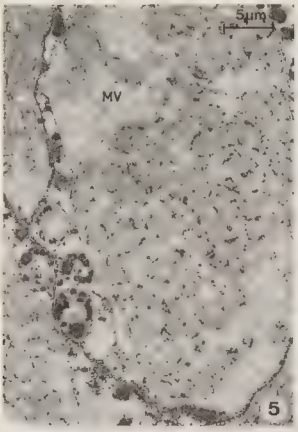
Figure 5 - Cellule digestive envahie par une macrovacuole.

Figure 6 - Détail de macrovacuole.
Noyau (N), microvillosités (mv), vacuoles (V), dictyosomes (G), glycogène (gly), mitochondries (mi), macrovacuoles (MV), globule lipidique (gl).









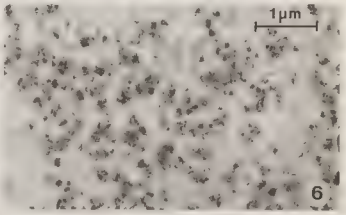


Planche 3

BIBL. DU MUSEUM PARIS

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLEN, J.A., 1958. On the basic form and adaptation to habitat in the Lucinaceae (Eulamellibranchia). Phil. Trans. R. Soc. Lond. B., 241 : 421-484.

DANDO, R.P. et SOUTHWARD, A.J., 1986. Chemoautotrophy in bivalve molluscs of the genus *Thyasira*. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 66 : 915-929.

FISHER, M.R. et HAND, S.C., 1984. Chemoautotrophy symbionts in the bivalve *Lucina floridana* from seagrass beds. Biol. Bull., 167 : 445-459.

GABE, M., 1968. Techniques histologiques. Masson et Cie, Paris, 1113 pp.

HENRY, M., 1984a. Ultrastructure des tubules digestifs d'un mollusque bivalve marin, la palourde *Ruditapes decussatus* en métabolisme de routine I. La cellule digestive. Vie Marine, 6 : 7-15.

HENRY, M., 1984b. Ultrastructure des tubules digestifs d'un mollusque bivalve marin, la palourde *Ruditapes decussatus* en métabolisme de routine. II. La cellule sécrétrice. Vie marine, 6 : 17-24.

HENRY, M., 1987. La glande digestive de la palourde méditerranéenne, *Ruditapes decussatus* L. Recherches ultrastructurales cytochimiques, écophysiologiques et écotoxicologiques. Vie marine, hors série 9, fasc. 1 et 2 : 1-439.

HENRY, M., et LE PENNEC, M., 1987. Endosymbionts bacteria in the gill of the littoral bivalve molluscs : *Thyasira flexuosa* (Thyasiridae) and *Lucinella divaricata* Lucinidae. Symbiosis (sous presse).

HILY, A., 1983. Etude histoenzymologique de la digestion chez *Ruditapes philippinarum*. IFREMER Actes de Colloques, 1 : 97-108.

HILY, A., LE PENNEC, M., et HENRY, M., 1986. Ultrastructure des diverticules digestifs d'un Mytilidae des sources hydrothermales du Pacifique oriental. C.R., Acad. Sc. Paris 302, 13 : 495-502.

LE BESNERAIS, C., 1985. Etude expérimentale de la digestion chez l'huître japonaise *Crassostrea gigas* (Thunberg). Thèse Doct. 3ème cycle, Univ. Caen : 102 pp.

LE PENNEC, M., et FIALA-MEDIONI, A., 1987. Nutritional and reproductive strategies in the deep-sea bivalves of the subduction zone of Japan. Int. Kaiko Conf. on Subduction zones. Tokyo & Shimizu (abstract).

LE PENNEC, M., HERRY, A., DIOURIS, M., MORAGA, D., et DONVAL, A., 1987. Chemoautotrophie bactérienne chez les mollusques bivalve littoral *Lucinella divaricata* Linné. C.R. Acad. Sc. Paris, 305, série III : 1-5.

McQUISTON, R.W., 1969. Cyclic activity in the digestive diverticula of *Lasaea rubra* Montagu (Bivalvia : Eulamellibranchia). Proc. Malac. Soc. Lond., 39 : 69-77.

MOORE, M.N., 1976. Cytochemical demonstration of latency of lysosomal hydrolases in digestive cells of the common Mussel, *Mytilus edulis*, and changes induced by thermal stress. Cell. Tiss. Res., 175 : 279-287.

MOORE, M.N., LOWE, D.M., et SOONE, S.L., 1979. Induction of lysosomal destabilisation in marine bivalve molluscs exposed to air. Marine Biology letters, 1 : 47-57.

MOORE, M.N., KOEHN, R.K., et BAYNE, B.L., 1980. Leucine aminopeptidae (Aminopeptidase 1) N-acetyl β-hexosaminidase and lysosomes in the Mussel, *Mytilus edulis* L., in response to salinity changes. J. Exp. Zool., 214 : 239-249.

OWEN, G., 1970. The fine structure of the digestive tubules of the marine bivalve *Cardium edule*. Phil. Trans. Royal Soc. of London, 3, 258 245-260.

PAL, S.G., 1971. The fine structure of the digestive tubules of *Mya arenaria* L. I. Basophil cell. Proc. Malacol. Soc. Lond., 39 : 303-309.

PAL, S.G., 1972. The fine structure of the digestive tubules of *Mya arenaria* L. II. Digestive cell. Proc. Malacol. Soc. Lond., 40 : 161-170.

REID, R., 1980. Aspects of the biology of a gutless species of *Solemya* (Bivalvia : Protobranchia). Can. J. Zool., 58 : 386-393.

RUTENBURG, A.M., GOLDENBERG., J.A., RUTENBURG, S.M. et LANG, R.T., 1960. The histochemical demonstration of α D glucosidase in mammalian tissues. H. Histochem., Cytochem., 8, 261.

SOUTHWARD, E.C., 1986. Gill symbionts in thyasirids and other bivalve molluscs. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 66 : 889-914.

SCHWEIMANNS, M., et FELBECK, H., 1985. Significance of the occurrence of chemoautotrophic bacterial endosymbionts in lucinid clams from Bermuda. Mar. Ecol. Prog. Ser., 24 : 113-120.

THOMPSON, B.J., RATCLIFFE, N.A. et BAYNE, B.L., 1974. Effects of starvation on structure and function in the digestive gland of the mussel (*Mytilus edulis* L.). J. Mar. biol. Ass. U.K., 54 : 689-712.

HALIOTIS, 18 (1988) : 171-183.

STRUCTURE DES GLANDES SALIVAIRES D'*HELIX ASPERSA* MULLER

(MOLLUSQUE GASTEROPODE PULMONE)

par

Maryvonne CHARRIER
Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie (L.A. *INRA*),
Université de RENNES I, Campus de Beaulieu,
Avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES-CEDEX.

ABSTRACT. STRUCTURE OF SALIVARY GLANDS OF *HELIX ASPERSA* MULLER

Salivary glands of adult *Helix aspersa* in a short-starved state (3 days) were examined using histological, histochemical and ultrastructural methods.

Electron microscopy and serial histological sections show the pathways by which the secretions pass into the excretory ducts and the relations between excretory and salivary ducts.

Histochemical and ultrastructural study points out the varying aspects of the secretory cells. Six cell types were recognized with the histochemical methods employed and two of them were observed with the electron microscope.

RESUME.

L'étude des glandes salivaires d'*Helix aspersa* adulte ayant jeûné 3 jours a été effectuée grâce à des méthodes histologiques, histochimiques et ultrastructurales.

A l'aide de la microscopie électronique et de coupes histologiques sériées, on a pu observer les moyens de passage des secrétions dans les conduits excréteurs et suivre l'arrivée de ceux-ci dans le canal salivaire. Les méthodes histochimiques et ultrastructurales mettent en évidence les aspects variés des cellules glandulaires. Six catégories cellulaires ont été mises en évidence par les réactions histochimiques utilisées et deux d'entre elles ont été observées au microscope électronique.

MOTS CLES : Glandes salivaires, *Helix aspersa*, Mollusque Gastéropode, Cellules sécrétrices, Conduits excréteurs, Mucopolysaccharides, Protéines.

KEY WORDS : Salivary glands, *Helix aspersa*, Mollusc Gastropod, Secretory cells, Excretory ducts, Mucopolysaccharides, Proteins.

INTRODUCTION.

FRETTER et PEAKE (1975) font une synthèse des principaux travaux réalisés sur les glandes salivaires des Gastéropodes Pulmonés et citent notamment ceux de BLAIN (1957) et de QUATTRINI (1967) chez *Helix aspersa*, de BOER et al. (1967) chez *Lymnaea stagnalis* et de WALKER (1970) chez *Agriolimax reticulatus*. Ces études, de même que celles plus générales de CARRIKER (1946) chez *Lymnaea stagnalis appressa* et de GHOSE (1963) chez *Achatina fulica*, ou celles plus anciennes de PACAUT et VIGIER (1906), de VOINOV (1934) chez *Helix pomatia* et de GABE et PRENANT (1948) chez *Lymnaea stagnalis*, mettent en évidence des divergences de vues, d'une part sur le nombre de catégories cellulaires coexistant dans les glandes salivaires, et d'autre part sur l'appartenance de ces cellules à une ou à deux lignées distinctes, mucigène et zymogène. Sur ce dernier point, les travaux de BLAIN (1957) et de QUATTRINI (1967) s'opposent.

Il nous a donc paru important de reprendre l'étude des glandes salivaires d'*Helix aspersa* en essayant de répondre à deux objectifs. Tout d'abord, il s'agit d'apporter des précisions sur la morphologie et l'anatomie des glandes et des canaux salivaires ainsi que des conduits excréteurs. Par ailleurs, une étude histochimique et ultrastructurale permet de définir les différentes catégories cellulaires de la glande et leur filiation.

MATERIEL ET METHODES.

L'étude porte sur des individus adultes nés au laboratoire, âgés d'un an et nourris avec de la laitue.

1. Histologie et histochimie.

Afin de vider leur tube digestif, les escargots subissent 3 jours de jeûne puis sont sacrifiés. Toutefois, notre étude histochimique tient compte de l'état physiologique des escargots. Ainsi, après anesthésie selon la technique de CHUNG (1985), les glandes salivaires sont prélevées sur des individus nourris et sur des individus à jeun. Deux états de jeûne sont considérés : l'un de 3 jours et l'autre de 3 semaines, temps au bout duquel un voile muqueux obture l'ouverture du péristome. Les coupes histologiques ont une épaisseur de 5 ou de 8 µm. Celles-ci sont colorées au trichrome en un temps de GABE et MARTOJA (1957). Les fixateurs utilisés et les réactions histochimiques pratiquées sont consignés dans le tableau 1.

Tableau I

Techniques histochimiques.

Composés recherchés	Fixateurs	Réactions histochimiques	AUTEURS
Polysaccharides	Bouin, Gendre	Acide périodique-Schiff (A P S)	MAC MANUS, 1946
Glycogène	Gendre	A P S + Diastase	BULMER, 1959
Mucosubstances	Bouin, Gendre	A P S + Bleu alcian pH 3	MOWRY, 1956
	Bouin, Gendre	Bleu alcian pH 0,5 + Jaune alcian pH 2,5	RAVETTO, 1969
	Glutaraldéhyde + OSO_4	Bleu alcian pH3	JANSEN et BAJPAI, 1982
Amino-acides totaux	Bouin, Gendre Carnoy	Tétrazoréaction	DANIELLI, 1947
	Glutaraldéhyde + OSO_4	Tétrazonium	MICHEL et al., 1983
Noyau indol	Bouin, Gendre Carnoy	D M A B = Dimethyl-aminobenzaldéhyde	GLENNER et LILLIE, 1957 (in GABE,1968)
Tryptophane	Bouin, Carnoy	Xanthydrol	PEARSE, 1960
SH (Cystéine)	Bouin, Gendre, Carnoy	D D D = Dihydroxy-disulfure de diaphtyle.	BARRNETT et SELIGMAN 1954
Lipides totaux	Glutaraldéhyde + OSO_4	Noir Soudan B	SIRE et VERNIER, 1980

2. Ultrastructure.

Les glandes salivaires d'individus à jeun durant 3 jours sont isolées de leurs adhérences au jabot et placées *in toto* dans le fixateur : glutaraldéhyde à 2,5 % tamponné à pH 7,2 avec du cacodylate de sodium 0,1 M. Des petites pièces sont réalisées en cours de fixation puis post-fixées au tétroxyde d'osmium à 1 % dans le même tampon. Après une déshydratation progressive dans l'éthanol, les pièces sont incluses dans l'épon 812 selon la technique de LUFT (1961). Les coupes sont effectuées à l'ultramicrotome LKB et contrastées à l'acétate d'uranyle suivi de citrate de plomb selon REYNOLDS (1963). Quelques réactions histochimiques sont testées sur coupes semi-fines, de 1 µm d'épaisseur, en se référant à la revue de synthèse de LILLIE (1965). Les coupes fines sont observées au microscope électronique JEOL 100 CX.

RESULTATS.

1. Morphologie interne.

L'escargot présente une paire de glandes salivaires (GS) blanchâtres, allongées, d'environ 1 cm de long (Fig.1). Ne dépassant pas 1 mm de large à l'avant, les deux glandes s'élargissent nettement à mi-longueur pour atteindre 3 mm de large à l'arrière où elles s'accolent par leurs gaines conjonctives respectives. A l'extrémité postérieure, le tissu glandulaire est continu d'une glande à l'autre. Il en est de même chez *Helix pomatia* (PACAUT et VIGIER, 1906).

De chaque glande partent des attaches conjonctives (AC) latérales et ventrales qui les maintiennent sur le jabot (JA) en position dorso-latérale.

L'irrigation est assurée par deux artères (AGS) provenant de l'aorte (A) et se ramifiant dans les glandes en de nombreuses lacunes sanguines. Dans la région antérieure, les deux artères émergent des glandes aux côtés des deux canaux salivaires (CS). Artères et canaux, cheminant côte à côte, traversent le collier nerveux périoesophagien (CNPO) avant de pénétrer dans le bulbe buccal (BB).

L'innervation des glandes salivaires a notamment pour origine les deux ganglions buccaux (GB), droit et gauche, situés à l'arrière du bulbe buccal et reliés par un connectif (CCB) aux ganglions cérébroïdes. L'innervation et la musculature buccales ont été étudiées chez *Helix pomatia* par PETERS et ALTRUP (1984).

2. Observations histologiques.

Les deux glandes salivaires montrent une structure tubulo-lobuleuse (Pl.I,1 : les cellules glandulaires sont groupées par paquets irréguliers et encerclent les conduits excréteurs tout le long de leur parcours dans la glande comme c'est le cas chez *Lymnaea stagnalis* (GABE et PRENANT, 1948).

La fine charpente conjonctive qui revêt entièrement la glande salivaire s'épaissit par endroits en travées conjonctives denses, latérales et ventrales, s'insinuant entre les amas de cellules glandulaires. Y est associé un tissu conjonctif lâche formé de cellules vésiculeuses de Leydig, particulièrement abondantes autour des lacunes sanguines ainsi que de l'artère de la glande salivaire.

Le canal salivaire parcourt la glande d'une extrémité à l'autre. A son extrémité postérieure, son diamètre ne dépasse pas celui des conduits les plus fins. Les débouchés des conduits excréteurs se font à 4,7 mm de son extrémité antérieure, là où s'affrontent les deux régions glandulaires, antérieure étroite et postérieure large (Fig.1).

A hauteur des débouchés, le canal salivaire d'environ 100 µm de diamètre présente un épithélium très plissé, entouré d'une gaine conjonctivo-musculaire épaisse. On y observe des fibres musculaires noyées dans un réseau de fibres de collagène élaborées par de nombreux fibrocytes (Pl.I, 2).

A proximité du canal salivaire, les conduits excréteurs, provenant de la région antérieure de la glande salivaire, ont un diamètre moyen de 20 µm et possèdent des cellules épithéliales de 5 à 10 µm de haut, à noyau central occupant la majorité du volume cellulaire (Pl.I,2). Ces cellules épithéliales s'unissent à celles du canal salivaire situées à la base des plis. Au fur et à mesure que les conduits excréteurs se joignent au canal salivaire celui-ci voit son diamètre augmenter et sa gaine conjonctivo-musculaire s'amincir (Pl. I,3).

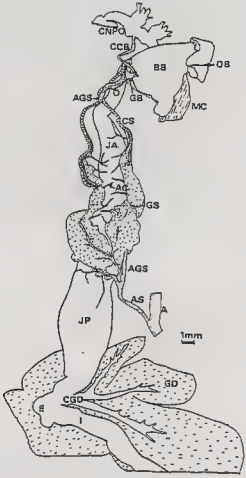


Fig. 1 - Région antérieure du tractus digestif d'*Helix aspersa* Müller : morphologie interne des glandes et canaux salivaires, leur irrigation et leur innervation.

A : aorte ; AC : attache conjonctive ; AGS : artère de la glande salivaire ; AS : artère salivaire ; BB : bulbe buccal ; CCB : connectif cérébro-buccal ; CGD : conduit de la glande digestive ; CNPO : collier nerveux péri-oesophagien ; CS : canal salivaire ; E : estomac ; GB : ganglion buccal ; GD : glande digestive ; GS : glande salivaire ; I : intestin ; JA : jabot antérieur ; JP : jabot postérieur ; MC : muscle columellaire ; O : oesophage ; OB : orifice buccal.

Les cellules épithéliales perdent brusquement de la hauteur, passant de 12 µm à 3 µm. Leurs noyaux s'orientent perpendiculairement aux voisins. A leur débouché dans le canal salivaire, les conduits excréteurs originaires de la région postérieure de la glande présentent de ce fait des cellules épithéliales ne dépassant pas 2 à 3 µm de haut et contenant chacune un noyau disposé horizontalement (Pl.I,4).

3. Histochimie des cellules glandulaires.

L'examen des coupes histochimiques des glandes salivaires révèle une diversité d'affinités tinctoriales selon l'état physiologique des escargots. Toutefois, à l'appui des études cytologiques de VOINOV (1934) chez *Helix pomatia*, de PACAUT et VIGIER (1966) et de BLAIN (1957) chez *Helix aspersa* et au vu de nos résultats histochimiques concernant la détection des composés glucidiques nous considérons 6 catégories cellulaires (Tabl.2). Selon la terminologie en usage, il s'agit des cellules muqueuses (2 catégories), alvéolaires, granuleuses, basophiles et cystiques.

a) Cellules muqueuses ou mucocytes.

Quel que soit l'état physiologique considéré, il existe deux types de cellules muqueuses, nommées mucocytes I et mucocytes II en référence au travail de WALKER (1970) chez *Agriolimax reticulatus*.

*** Mucocytes I.**

Les mucocytes I ont un aspect spumeux et un diamètre moyen de 40 µm. Ils sont localisés préférentiellement sur le pourtour de la glande et autour des lacunes sanguines (Pl.I,1). Ils ne réagissent pas à l'action de l'A.P.S., mais se colorent avec le bleu Alcian à pH 3 ainsi qu'à pH 0,5.

Tableau 2

Résultats des réactions histochimiques utilisées pour la détection des glucides.

Catégorie cellulaire	Etat physiologique de l'individu	A P S	A P S + Diméden	A P S + Bleu Alcian à pH 3	Bleu Alcian pH 0,5 + Jaune Alcian pH 2,5	Bleu Alcian pH 3 (coupes semi-fines) *
Mucocyte I	nourri	-	-	++ bleu clair	++ bleu	
	à jeun 3 J et 3 S	-	-	++ bleu clair	++ bleu	++ bleu
Mucocyte II	nourri	+++	-/+ Rose	+++ bleu foncé	+++ bleu foncé et vert	
	à jeun 3 J	+++	+++ Magenta	+++ violet	+++ bleu foncé et vert	+++ bleu foncé
	à jeun 3 S	+++	+++ Magenta	+++ violet ou rouge	+++ bleu foncé et vert	
Cellule alvéolaire	nourri	+	-	-/+ pourpre	-/+ vert pâle	
	à jeun 3 J et 3 S	+	-/+ Rose	++ pourpre	+ vert pâle	-
Cellule granuleuse	nourri	++	++ Magenta	+++ rouge	-	
	à jeun 3 J et 3 S	0	0	0	0	0
Cellule basophile	nourri	0	0	0	0	
	à jeun 3 J	0	0	0	0	0
	à jeun 3 S	+	-	+ rose	-	
Cellule cystique	nourri	+	-	+ rose, rose et bleu	-	
	à jeun 3 J	+	-	+ rose	-	0
	à jeun 3 S	+	-	+ rose	-	

0 : Cellule absente,
- : Négatif,
+ : Faiblement positif,
++ : Moyennement positif,
+++ : Fortement positif.

* : Réactions pratiquées uniquement sur des individus à jeun de 3 jours.

*** Mucocytes II.**

D'aspect granuleux, les mucocytes II se caractérisent aussi par leur forme en massue qui leur permet d'atteindre les conduits excréteurs dont ils sont plus ou moins éloignés. La base de la cellule a un diamètre faible, n'excédant pas en moyenne 30 µm.

L'aspect cytologique des mucocytes II se modifie au cours du jeûne et, après un jeûne prolongé de 3 semaines, certains ne conservent que leur réactivité à l'A.P.S. due, proparte, à la présence de glycogène.

b) Cellules alvéolaires.

La majorité de ces cellules bordent les conduits excréteurs ainsi que le canal salivaire (Pl.I,5,6). Elles ont un diamètre moyen supérieur (60 µm) à celui des autres catégories cellulaires. Les cellules alvéolaires se singularisent par un réseau d'alvéoles qui sont des vésicules de sécrétion. Au microscope optique, ces vésicules sont, soit transparentes, soit chargées chacune d'une inclusion pourpre après la réaction de MOWRY (1956). Quel que soit le composé glucidique recherché, leur réactivité demeure faible (Tabl.2). Le Noir Soudan B appliqué sur coupes semi-fines (glandes salivaires prélevées après 3 jours de jeûne) révèle une richesse en granules lipidiques dans la région périnucléaire. Par ailleurs, le résultat positif après la tétrazoréaction de DANIELLI (1947) indique la présence de protéines, mais les réactions pratiquées pour identifier certains groupements protéiques s'avèrent négatives.

c) Cellules granuleuses.

Après un jeûne de courte durée ou prolongé, nous n'observons pas de cellules granuleuses, ce qui confirme les résultats obtenus par BLAIN (1957). Par leur situation, au contact des conduits excréteurs, les cellules granuleuses s'apparentent aux cellules alvéolaires chargées d'une inclusion. Cependant, deux caractères essentiels les en distinguent :

.. Les inclusions sont dépourvues de mucosubstances acides ;

.. Les contours alvéolaires sont absents et les inclusions, libres entre les travées cytoplasmiques, sont amassées à proximité des conduits excréteurs. Les sécrétions contenues dans ceux-ci ont les mêmes affinités tinctoriales que les inclusions.

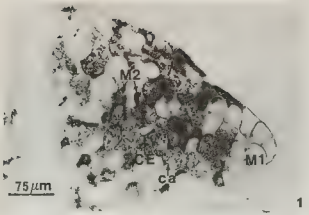
d) Cellules basophiles.

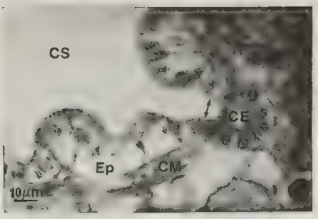
Légèrement A.P.S. positives, les cellules basophiles sont présentes en très faible nombre sur les coupes histologiques et seulement après un jeûne de 3 semaines (Pl.I,5). Selon BLAIN (1957), la cellule basophile, riche en ribonucléines pyroninophiles, est abondante à jeûn (jeûne de 15 jours) et serait une forme d'attente à l'origine des cellules, soit cystiques, soit alvéolaires. D'après nos observations, il semble, en effet, qu'une parenté existe entre la cellule basophile et la cellule cystique, ne serait-ce que par l'aspect du noyau et par les résultats des réactions histochimiques.

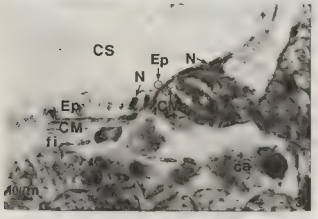
e) Cellules cystiques.

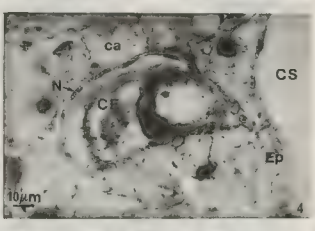
Elles sont aisément identifiables grâce à la présence d'une grande vacuole remplie de fines granulations, A.P.S. positives, qui refoulent cytoplasme et noyau à la périphérie de la cellule (Pl.I,5,6). La vacuole renferme essentiellement des polysaccharides neutres auxquels s'ajoutent des protéines (résultats positifs après tétrazoréaction, D.M.A.B. et

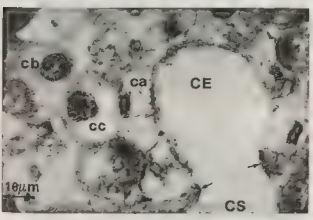
PLANCHE I

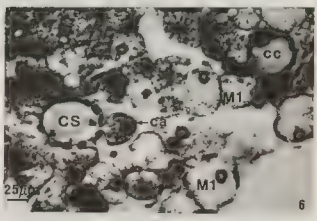












1. Structure tubulo-lobuleuse de la glande salivaire. Les Mucocytes I (M1) sont sur le pourtour d'un lobe glandulaire. Les cellules alvéolaires (ca) encerclent un conduit excréteur (CE). Les Mucocytes II (M2) ont une forme en massue (Réaction à l'A.P.S.)

2. Débouché (⟵) d'un conduit excréteur (CE) de la région antérieure de la glande salivaire dans le canal salivaire (CS) dont l'épithélium (Ep) est très plissé. L'épithélium est entouré d'une épaisse gaine conjonctivo-musculaire (CM) ; Trichrome en un temps de GABE et MARTOJA (1957).

3. Amincissement de la gaine conjonctivo-musculaire (CM) et changement d'orientation des noyaux (N) dans les cellules épithéliales (Ep). Fibrocytes : fi ; cellule alvéolaire : ca ; Trichrome de GABE et MARTOJA (1957).

4. Débouché d'un conduit excréteur (CE) de la région postérieure de la glande salivaire dans le canal salivaire (CS). Les cellules de revêtement du conduit excréteur sont basses, à noyaux (N) allongés dans le sens transversal ; Trichrome de GABE et MARTOJA (1957).

5. Une cellule basophile (cb) et une cellule cystique (cc) à proximité d'un conduit excréteur (CE) réuni (⟵) au canal salivaire (CS) et bordé de cellules alvéolaires (ca) ; Trichrome de GABE et MARTOJA (1957).

6. Une cellule cystique (cc) s'ouvrant sur un mucocyte I (M1). A proximité, une cellule alvéolaire (ca) débouche dans le canal salivaire (CS). (Tétrazoréaction de Danielli).

dans certaines cellules après xanthydrol). Le contenu vacuolaire semble donc être une substance glycoprotéique dont les protéines seraient riches en tryptophane.

Peu nombreuses et dispersées dans le parenchyme glandulaire, les cellules cystiques se rattachent aux conduits excréteurs par l'intermédiaire d'un fin pédicule, mais certaines observations laissent supposer une ouverture directe sur les mucocytes ou les cellules alvéolaires (Pl.I,6).

4. Ultrastructure.

Notre étude ultrastructurale ne porte que sur les deux catégories cellulaires les mieux représentées dans les glandes salivaires, soient les mucocytes I et les cellules alvéolaires (Pl.II,1). Ces deux catégories cellulaires constituent 85 % des cellules glandulaires lorsque l'escargot est à jeun (BLAIN, 1957).

a) Les mucocytes I.

Les vésicules de sécrétion, d'un diamètre moyen de 2,5 µm sont très nombreuses et contiennent de très fines gouttelettes muqueuses amassées à la périphérie des vacuoles (Pl.II,2). Des vésicules plus petites, mesurant 0,15 µm en moyenne, sont dispersées dans la région périnucléaire (Pl. II, 2). Elles semblent être des dilatations de l'ergastoplasme. La présence d'un appareil de Golgi développé témoigne d'une activité métabolique intense confirmée par l'abondance de mitochondries allongées (L = 1,5 µm) ou sphériques (D =0,6 µm) La chromatine en grains serrés disséminés dans le nucléoplasme enveloppe un nucléole dense aux électrons. Nos observations sont en accord avec celles de QUATTRINI (1967).

Les mucocytes I sont éloignés des conduits excréteurs visibles au microscope optique. Toutefois, le microscope électronique révèle la présence d'un conduit exigu, d'un diamètre de 2 µm formé, semble-t-il, par ces cellules (Pl.II,3). Leurs microvillosités apicales sont proportionnellement longues (L = 1 µm ; l = 0,1 µm) et masquent partiellement la lumière du conduit.

Légende de la Planche II.

1. Coupe semi-fine montrant 3 mucocytes II (M2) parmi de nombreux mucocytes I (M1) à grains de sécrétion clairs et bien délimités. Des cellules alvéolaires (ca) ainsi qu'un mucocyte II sont orientés vers un conduit excréteur (CE). (Coloration au bleu de Toluidine).

2. Région périnucléaire d'un mucocyte I.

3. Les microvillosités apicales (mv) des mucocytes I masquent partiellement la lumière d'un conduit excréteur exigu (CE).

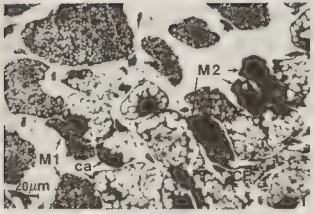
4. Région périnucléaire d'une cellule alvéolaire.

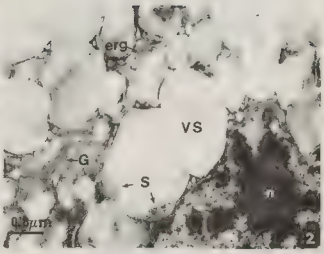
5. Détail des dilatations de l'ergastoplasme d'une cellule alvéolaire en phase d'activité: les citernes ergastoplasmiques (C.erg) renferment des structures fibrillaires. Une cellule voisine montre un ergastoplasme (erg) en phase de repos.

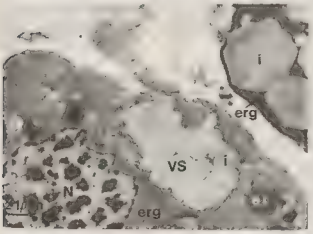
6. Conduit excréteur (CE) entouré d'une cellule épithéliale (c ep) à noyau horizontal et de cellules glandulaires alvéolaires (ca).

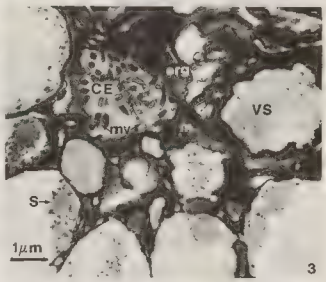
(el : enclave lipidique ; erg : ergastoplasme ; G : appareil de Golgi ; i : inclusion ; m : mitochondrie ; mv : microvillosités ; N : noyau ; n : nucléole ; S : sécrétion ; vs : vésicule de sécrétion).

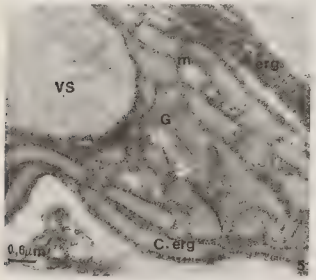
PLANCHE II

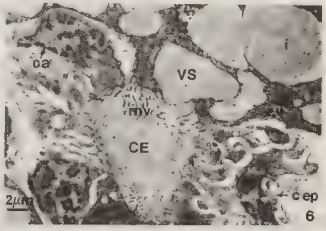

M2
M1
ca
20µm


erg
VS
G
S
0,5µm
2


i
erg
VS
i
N
erg
1µm


erg
CE
VS
myv
S
1µm
3


m
erg
VS
G
0,6µm
C. erg
5


ca
i
VS
myv
CE
2µm
cep
6

b) Cellules alvéolaires.

Elles contiennent des vésicules de sécrétions onguleuses et de faible densité électronique qui tendent à fusionner entre elles (Pl. II,4). Les vésicules peuvent renfermer chacune une inclusion souvent sphérique et d'un diamètre moyen de 4 µm .

L'ergastoplasme présente deux aspects, l'un dilaté en phase d'activité, l'autre dense en phase de repos. En phase d'activité, les citernes ergastoplasmiques dilatées présentent des structures fibrillaires formant des travées parallèles orientées perpendiculairement à l'axe des citernes (Pl. II, 5). Elles rappellent celles décrites par HOLLANDE (1972) dans les cellules des glandes multifides d'*Helix pomatia*. Cet auteur a mis en évidence la nature glycoprotéique, à protéines sulfhydrilées, de ces structures.

Les cellules alvéolaires sont munies de microvillosités apicales de dimensions comparables à celles des mucocytes I (Pl. II,6). La micrographie montre un petit conduit excréteur dont l'ouverture moyenne est de 6 µm. Il est formé par des cellules glandulaires parmi lesquelles s'intercale une cellule épithéliale de revêtement (QUATTRINI, 1967). Celle-ci se distingue par la forme ellipsoïdale et la disposition de son noyau ainsi que par la présence de nombreux replis membranaires.

DISCUSSION ET CONCLUSION.

A notre connaissance, c'est toujours de façon succincte que les chercheurs décrivent la topographie des glandes salivaires des Gastéropodes Pulmonés. Chez *Helix aspersa* nous mettons en évidence une structure lobulo-tubuleuse à lobules très irréguliers, comme l'avaient noté PACAUT et VIGIER (1966) et VOINOV (1934) pour *helix pomatia*, GABE et PRENANT (1948) pour *Lymnaea stagnalis*.

A mi-longueur dans chaque glande salivaire et sur une centaine de µm, on observe les principaux débouchés des conduits excréteurs dans le canal salivaire. Les conduits sont munis de microvillosités ; la présence de cils signalée par QUATTRINI (1967) n'a pu être confirmée.

Les sécrétions des cellules glandulaires sont de type mérocrine chez *Helix pomatia* (MONTI, 1899 et VOINOV, 1934), chez *Lymnaea stagnalis* (GABE et PRENANT, 1948) et chez *Bobania vermiculata* (BANI, 1964). Par contre, FRANKENBERGER (1923) observe une sécrétion holocrine chez *Arion empiricorum* et *Limax maximus* et il suggère, en accord avec PACAUT et VIGIER (1966), un renouvellement cellulaire par amitose aux dépens de l'épithélium des conduits excréteurs. A l'appui de nos observations sur les cellules épithéliales des conduits excréteurs et en l'absence de cellules glandulaires dans la lumière des conduits, nous optons pour l'existence d'une sécrétion mérocrine dans les glandes salivaires d'*Helix aspersa*.

Les désaccords nous paraissent nombreux sur les caractères définissant les cellules alvéolaires et granuleuses. L'une des raisons est que l'état physiologique des individus est rarement précisé et encore moins pris en compte alors qu'URBANI-MISTRUZZI (1954) et BLAIN (1957) soulignent, à juste titre, l'importance de ce facteur. Notre terminologie se base plus particulièrement sur les études de VOINOV (1934) et de BLAIN (1957). Ainsi, la cellule granuleuse de PACAUT et VIGIER (1966) correspond à "notre" cellule alvéolaire dont chaque vacuole de sécrétion est chargée d'une inclusion, nommée cellule alvéolaire à grains

réfringents par VOINOV (1934). Selon cet auteur, la lyse des vacuoles libère les grains qui confluent, donnant la cellule granuleuse que nous décrivons chez les escargots nourris. BANI (1964) met en évidence chez *Eobania vermiculata* une cellule granuleuse très différente de celle que nous observons, mais qui par sa forme, son aspect et sa situation, semble correspondre au mucocyte II d'*Helix aspersa*. Toutefois, les résultats histochimiques de cet auteur (grains de sécrétion rouges avec la fuschine paraldéhyde, noirs avec l'hématoxyline chromique de Gomori) ne révèlent pas la présence de mucosubstances acides. QUATTRINI (1967) dans son étude sur *Helix aspersa* n'apporte pas d'autre information, se contentant de reprendre les résultats de BANI et il n'observe qu'une catégorie de cellules muqueuses. Il est un fait que les mucocytes I et II que nous mettons en évidence ne sont cités que par WALKER (1970) chez *Agriolimax reticulatus*.

En accord avec QUATTRINI (1967), nous penchons pour l'existence de 2 lignées cellulaires, muqueuse et séreuse. En effet, les situations préférentielles des catégories cellulaires et les images ultrastructurales plaident en faveur de cette hypothèse. BLAIN (1957) par contre ne considère qu'une lignée cellulaire alors que VOINOV (1934) classe les cellules glandulaires en 3 lignées, mucigène, zymogène et cystique. La reconnaissance de la cellule cystique est aisée mais sa fonction demeure énigmatique et les théories émises sont nombreuses et diverses.

La pauvreté des sécrétions dans les cellules cystiques de même que l'absence de cellules granuleuses lors du jeûne sont autant d'atouts en faveur de l'existence d'un cycle de sécrétion dans les glandes salivaires de l'escargot. La recherche d'un cycle sécrétoire fera donc l'objet d'une étude ultérieure et d'autres facteurs devront être pris en compte tels que les phases digestives, la qualité de l'aliment et l'âge de l'individu.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

BANI, G., 1964. Osservazioni sulle ghiandole salivari di Eobania vermiculata (Müller) (Gastropoda Polmonato). Mon. Zool. ital., 72 : 65-88.

BARRNETT, R.J. et SELIGMAN, A.M., 1954. Histochemical demonstration of sulphydryle and disulfide groups of protein. J. nat. Cancer Inst., 14 : 769-792.

BLAIN, M., 1957. Contribution à l'histophysiologie de la glande salivaire chez l'escargot Helix aspersa Müller). Arch. Anat. micr. Morph. exper., 46 : 489-502.

BOER, H.H., WENDELAAR BONGA, S.E. et Van ROOYEN, N., 1967. Light and electron microscopal investigations on the salivary glands of Lymnaea stagnalis L. Z. Zellforsch.,76 :228-247.

BULMER, D., 1959. Dimedone as an aldéhyde blocking reagent to facilitate the histochemical demonstration of glycogen. Stain Technol., 34 : 95-98.

CARRIKER, M.R., 1946. Morphology of the alimentary system of the snail Lymnaea stagnalis appressa Say. Trans. Wisconsin Acad., 38 : 1-88.

CHUNG, D., 1985. An anesthetic for internal operations on the land snail Helix aspersa Müller The Veliger, 27 : 331-335.

DANIELLI, J.F., 1947. A study of techniques for the cytochemical demonstration of nucleic acids and some components of protein. Symp. Soc. exp. Biol., 1 : 101-113.

FRANKENBERGER, Z., 1923. Sur le cycle sécrétoire des cellules granuleuses (cellules à ferment dans les glandes salivaires des Gastéropodes Pulmonés. Arch. Anat. Microsc., 19 : 211-240.

GABE, M., 1968. Techniques histologiques. Ed. Masson et Cie. PARIS. 1113 p.

GABE, M. et MARTOJA, M., 1957. in GABE, M., 1968.

GABE, M. et PRENANT, M., 1948. Contribution à la cytologie de la glande salivaire de Lymnaea stagnalis L. La Cellule, 52 : 18-34.

GHOSE, K.C., 1963. The alimentary system of Achatina fulica. Trans. Amer. Microsc. Soc., 149-167.

HOLLANDE, E., 1972. Recherches cytologiques et expérimentales sur les glandes multifides de l'escargot Helix pomatia (L.) : le cycle de l'appareil de Golgi pendant l'élaboration des mucoprotéines. Thèse de Doctorat d'Etat de Sc. nat., PARIS VI.

JANSEN, R.P.S. et BAJPAI, V.K., 1982. Oviduct acid mucus glyco-proteins in the estrous rabbit: ultrastructure and histochemistry. Biol. Reprod., 26 : 155-168.

LITWIN, J.A., 1985. Light microscopic histochemistry on plastic sections. Prog. Histochem Cytochem., 16 : 1-84. Ed. Gustav FISCHER Verlag,N.Y.

LUFT, J.H., 1961. Improvements in epoxy resins embedding methods. J. Biophys. Biochem. Cytol, 9 : 409-414.

MAC MANUS, J.F.A., 1946. Histological demonstration of mucin after periodic acid. Nature, 158 : 202.

MICHEL, C., DAMAS, D. et RUSAOUEN, M., 1983. Utilization of the histochemical techniques for the detection of various radicals of proteins and âf 5-hydroxytryptamine in semi-thin sections. Microsc. Acta, 87 : 1-13.

MONTI, R., 1899. Le ghiandole salivari dei Gasteropodi terrestri nei diversi periodi funzionali. Mem. del R. Istit. Lomb. di Sc. e Lett., 18 : 115-133.

MOWRY, R.W., 1956. Alcian blue technics for the histochemical study of acidic carbohydrates. J. Histochem. Cytochem., 4 : 407-408.

PACAUT, M. et VIGIER, P., 1906. Les glandes salivaires de l'escargot (Helix pomatia L.) Contribution à l'histophysiologie glandulaire. Arch. Anat. Microsc., 8 : 425-658.

PEARSE, A.G.E., 1960. Histochemistry, theoretical and applied. Ed. J. and A. Churchill LTD. London.

PETERS, M. et ALTRUP, U., 1984. Motor organization in pharynx of Helix pomatia. J. Neurophys., 52 : 389-409.

QUATTRINI, D., 1967. Osservazioni sulla ultrastruttura dei dotti escretori delle ghiandole salivari di Helix aspersa Müller. Caryologia, 20 : 191-206.

RAVETTO, C., 1964. Alcian blue-Alcian yellow : A new method for the identification of different acidic groups. J. Histochem. Cytochem., 12 : 44-45.

REYNOLDS, E.S., 1963. The use of lead citrate of high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. cell. Biol., 17 : 208-212.

RUNHAM, N.W,1975. Alimentary canal ; in Pulmonates, vol.1, FRETTER V. et PEAKE J., Ed. Acad. Press, N.Y. : 53-104.

SIRE, M.F. et VERNIER, J.M., 1980. Lipid staining on semithin sections with Sudan Black B or Nile Blue Sulfate. Application to intestinal fat absorption. Acta Histochem. Cytochem. (Kyoto), 13 : 193-201.

URBANI-MISTRUZZI, L., 1954. Osservazioni citologiche sulle ghiandole salivari di Eobania vermiculata Müller. Rend. Acc. Naz. Lincei, 14 : 123-128.

VOINOV, D., 1934. Structures ergastoplasmiques. Arch. Zool. exp. et gén., 76 : 399-491.

WALKER, G., 1970. Light and electron microscope investigations on the salivary glands of the slug, Agriolimax reticulatus (Müller). Protoplasma, 71 : 111-126.

HALIOTIS, 18 (1988) : 185-193.

INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LA CROISSANCE ET LE POTENTIEL REPRODUCTEUR DE *PLANORBARIUS CORNEUS* L. (GASTEROPODE, PULMONE, BASOMMATOPHORE, *PLANORBIDAE*) AU COURS DE SA PREMIERE ANNEE DE VIE, EN CONDITIONS EXPERIMENTALES.

par

COSTIL Katherine et DAGUZAN Jacques.

Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie (L.A. INRA)
Université de RENNES I, Campus de Beaulieu
Avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES-CEDEX.

ABSTRACT. EFFECT OF TEMPERATURE ON GROWTH AND REPRODUCTIVE POTENTIALITY OF *PLANORBARIUS CORNEUS* L. (GASTROPODA,PULMONATA, *PLANORBIDAE*) DURING ITS FIRST YEAR LIVE.

The effect of temperature on the Pulmonata Gastropod, *Planorbarius corneus* L. was studied in the laboratory during one year. At low temperatures (5° and 10°C) the rate of mortality was important. Growth was faster, and the sexual maturity was attained earlier for the higher temperatures. The fecundity was highest at 20°C.

KEY-WORDS : *Planorbarius corneus*, *Planorbidae*, survival, growth, reproductive - potentiality, sexual maturity, temperature, freshwater

RESUME : L'influence de la température sur la biologie du Castéropode Pulmoné, *Planorbarius corneus* L., est suivie pendant la première année des individus en conditions experimentales. Les basses températures (5°C et 10°C) entraînent de fortes mortalités. La croissance est d'autant plus rapide et la maturité sexuelle d'autant plus précoce que la température est élevée). C'est à 20°C que la fécondité est la plus élevée.

MOTS-CLES : *Planorbarius corneus*, *Planorbidae*, survie, croissance, potentiel reproducteur, maturité sexuelle, température, eau douce.

INTRODUCTION.

De nombreux travaux sont consacrés à l'étude des facteurs environnementaux sur les *Planorbidae* tropicaux, hôtes intermédiaires de Plathelminthes Schistosomes. Par contre, beaucoup de lacunes subsistent en ce qui concerne les espèces dulcicoles d'Europe. Parmi les facteurs abiotiques, la température est considérée par beaucoup d'auteurs, comme l'un des principaux, et ceci d'autant plus que l'on s'adresse à des animaux poïkilothermes.

Enfin, il nous est donc paru intéressant de traiter simultanément l'influence de la température sur la survie, la croissance et le potentiel reproducteur de *Planorbarius corneus*.

MATERIEL ET METHODES.

Des escargots adultes sont récoltés à l'étang du Boulet, au nord de RENNES en Bretagne, puis ramenés au laboratoire où ils pondent. Les nouveau-nés issus de ces pontes sont mis en élevage à 20°C pendant une semaine. Cinq lots, comportant chacun 17 individus, sont alors constitués pour chaque température. Nous vérifions par une série de tests t de Student ($P < 0,01$) que tous les lots constitués sont homogènes entre eux au niveau de la taille des planorbes.

Nous disposons les planorbes dans des box où la température est rigoureusement contrôlée. Ainsi, les températures de 5, 10, 15, 20 et 25°C sont testées et la photophase est fixée à 12 heures. Les escargots sont placés dans des aquariums dont l'eau, provenant d'un bassin voisin, est renouvelée toutes les semaines. La nourriture se compose de feuilles de laitue mises toujours en excès. Les planorbes disposent jusqu'à l'âge de trois semaines d'un volume de 15 ml d'eau par individu, puis de trois semaines à dix mois de 45 ml et par la suite de 150 ml par individu. Nous plaçons dans les aquariums des cloisons amovibles afin que tous les individus aient le même volume d'eau à leur disposition, en dépit des mortalités variées enregistrées. Cependant, aux températures de 15, 20 et 25°C, nous sommes amenés à exclure de nos résultats un lot pour lequel la mortalité et la taille moyenne des individus sont très différentes des quatre autres groupes expérimentaux. Les effectifs en début d'expérience sont donc ramenés à 68 individus pour les températures de 15, 20 et 25°C, et à 85 individus pour 5 et 10°C.

Toutes les deux semaines, nous comptabilisons le nombre d'individus survivants et nous mesurons le grand diamètre (D) de la coquille, à l'aide d'un micromètre oculaire pour les animaux de moins de 3 mm et avec un comparateur précis à 0,05 mm pour les autres. Nous comptons le nombre de pontes par aquarium et précisons le nombre d'oeufs par ponte.

RESULTATS.

1. La survie.

La meilleure survie des planorbes cornés est obtenue à 15 et 20°C, où elle atteint au bout d'un an un taux de 76 %. A 25°C, le taux de survivants est légèrement plus faible, de l'ordre de 72 %. Par contre, il n'est que de 32 % à 10°C et 2,4 % à 5°C (Fig. 1).

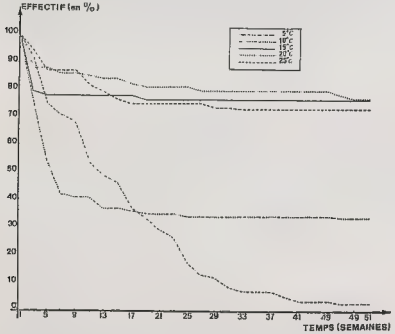


Fig. 1 - Courbes de survie de *Planorbarius corneus* L. en fonction de la température.

Excepté le cas de 5°C où la mortalité évolue régulièrement, nous constatons que sur un court laps de temps, elle est tout d'abord relativement importante, puis elle diminue et enfin se stabilise.

2. La croissance.

La croissance de *Planorbarius corneus* est particulièrement importante jusqu'à l'âge de 11 semaines pour les températures de 10, 15 et 25°C et jusqu'à 9 semaines à 20°C. A 5°C, l'évolution de la taille du planorbe est régulière mais très faible, les deux survivants au bout d'un an ayant un grand diamètre D < 4 mm (Fig. 2).

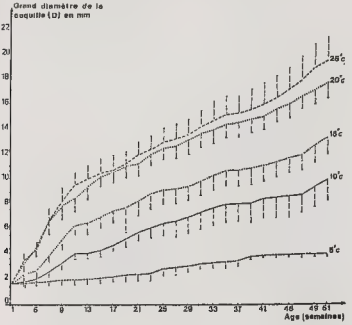


Fig. 2 - Taille moyenne des individus de *Planorbarius corneus* L., en fonction de leur âge et de la température ($\bar{m} \pm \sigma$).

La croissance est d'autant plus rapide que la température est élevée. A partir de la 21ème semaine, la taille des individus placés à 25°C diffère significativement ($P < 0,05$; test t de student) de celle des individus mis à 20°C. Ainsi, la taille moyenne atteinte à l'âge d'un an est de 19,46 mm à 25°C, 17,69 mm à 20°C, 13,38 mm à 15°C et 9,98 mm à 10°C.

3. Le potentiel reproducteur.

Au cours de leur première année de vie, seuls les individus placés à 15, 20 et 25°C deviennent sexuellement mâtures. A 25°C, cette maturité est acquise à l'âge de 13 semaines et pour une taille moyenne de 10,01 mm. A 20°C, les planorbes commencent leur reproduction deux semaines plus tard, et leur taille moyenne est de 10,17 mm. C'est seulement à l'âge de 49 semaines, et avec une taille moyenne de 12,79 mm que les planorbes élevés à 15°C pondent pour la première fois. (Fig. 3 et 4).

De la 2ème à la 37ème semaine de reproduction, les potentiels reproducteurs des escargots placés à 20 et 25°C sont proches. Le nombre de pontes émises par individu et pour deux semaines varie de 0,5 à 1,5 et le nombre d'oeufs de 3 à 15. Au-delà de la 37ème semaine, l'activité reproductrice des individus placés à 25°C n'est pas sensiblement modifiée, par contre celle des planorbes élevées à 20°C s'accroît fortement (le nombre d'oeufs par individu et pour deux semaines est multiplié par 10 environ, en deux mois et demi).

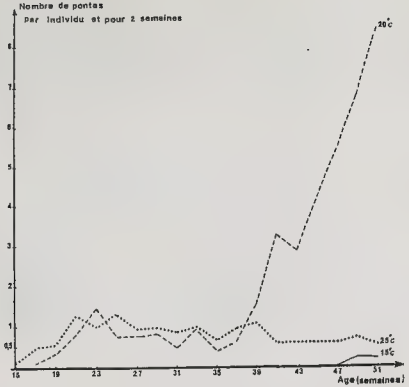


Fig. 3 - Nombre de pontes obtenues par individu, en fonction de l'âge et de la température.

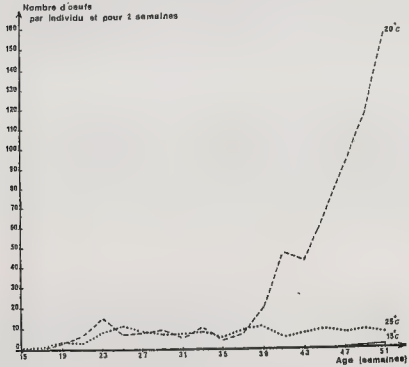


Fig. 4 - Nombre d'oeufs émis par individu, en fonction de l'âge et de la température.

Le nombre d'oeufs par ponte augmente avec l'âge des individus et pour un âge donné; il est en général toujours plus important à 20°C qu'à 25°C. (Fig. 5).

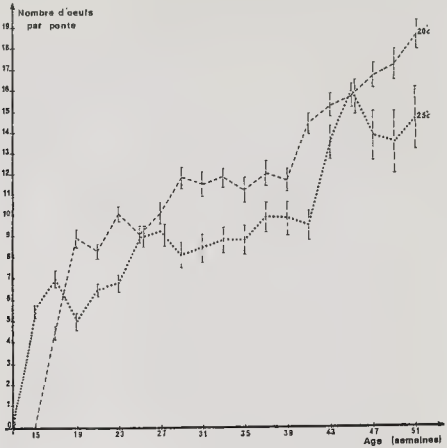


Fig. 5 - Nombre d'oeufs par ponte de *Planorbarius corneus* L. ($\bar{m} \pm Sm$) en fonction de l'âge et de la température.

A l'âge d'un an, les nombres de pontes et d'oeufs sont respectivement 2,7 fois et 4,4 fois plus importants à 20°C qu'à 25°C (Tabl. I). Cette différence dans le potentiel reproducteur est acquise dans les 14 dernières semaines de l'année.

Températures / Paramètres	15°C	20°C	25°C
Nombre de pontes	0,4	39,9	14,6
Nombre d'oeufs	2,1	617,5	138,9
Nombre de semaines de reproduction	4	36	38

Tableau I - Nombre de pontes et d'oeufs obtenus par individu, en fonction de la température au cours de la première année de vie.

DISCUSSION.

Les températures favorables pour la survie de *Planorbarius corneus* se situent entre 15 et 20°C. Ainsi, au bout d'un an, il ne reste plus qu'environ un tiers de l'effectif à 10°C, et seulement deux individus à 5°C. Ces basses températures sont subies par les planorbes cornées, dans les étangs en hiver et doivent entraîner une certaine mortalité. Cependant, les escargots ont les moyens de s'en protéger dans une certaine mesure, notamment en s'enfonçant dans les infractuosités de la vase, comme il en existe à l'étang du Boulet. C'est le cas de *Helisoma anceps* Walker, qui s'enfouit dans le sable du lac Douglas aux USA (CLAMPITT, 1972). Une autre possibilité consiste à migrer dans les zones les plus profondes au début de la saison froide, et à revenir au niveau du littoral dès que la température s'élève. Ce comportement migratoire induit par la température mais probablement aussi par d'autres facteurs environnementaux, a été observé chez *Physa integra* Haldeman (CHAMPITT, 1974) et *Helisoma trivolvis* Say (ROWAN, 1966).

OLSSON (1984) révèle que la population de *Gyraulus acronicus* Ferrusac étudiée passe une période allant de 4 mois et demi à 5 mois et demi par an dans la zone gelée de l'étang, et acquiert ainsi une certaine résistance au froid à l'automne, ce qui n'est pas le cas de *Valvata piscinalis* Müller. Selon BOYCOTT (1936), *Planorbis spirorbis* L. est assez actif à 1°C et des espèces comme *Lymnaea peregra* Müll. et *Planorbarius corneus* L. peuvent ramper en hiver sous les blocs de glace. Pour cette dernière espèce, il nous reste à déterminer la limite supérieure de température supportée, puisque 25°C s'avère être favorable à la survie de la planorbe.

D'une façon générale selon BOYCOTT (1936), les Mollusques en Grande Bretagne sont actifs, croissent et se reproduisent seulement l'été, les températures les plus élevées étant les plus favorables. Dans une gamme de température allant de 5 à 25°C, la croissance de *Planorbarius corneus* est d'autant meilleure que la température est élevée.

Une étude d'IMHOF (1976) montre que la croissance de *Planorbarius corneus* pendant les 6 premiers mois est peu différente à 17° et 23°C. De 6 à 11 mois, la croissance des individus à 23°C est la plus importante et au delà c'est à 17°C que la taille moyenne des individus est la plus grande. Après plus de 15 mois, les individus placés à 11°C n'atteignent pas les 13 mm.

Dans l'explication des faibles croissances enregistrées aux basses températures, il faudrait distinguer l'effet direct de la température sur les réactions chimiques préludes à l'élaboration de l'animal, de l'effet indirect, via l'activité nutritionnelle. HODASI (1975) met en relation la très faible croissance des jeunes *Lymnaea truncatula* Müller à 5°C, avec la très faible consommation alimentaire à cette température.

Selon WAIDYA et al (1978) le diamètre de la coquille de *Indoplanorbis exustus* Deshayes est d'autant plus grand que les températures sont respectivement 25,20,30 et 15°C. Pour *Biomphalaria alexandrina* Ehrenberg et *Bulinus truncatus* Audouin, l'ordre de températures favorables pour la croissance est 25,20,28,30 et 15°C (EL HASSAN, 1974). Nous n'avons pas testé la température de 30°C mais celle-ci aurait probablement conduit à une moins bonne croissance de *Planorbarius corneus* qu'à 25 et 20°C, d'autant plus que ce Gastéropode est inféodé à des climats moins chauds que les genres *Biomphalaria* et *Indoplanorbis*.

VAN DER SCHALIE et al (1973) précisent que chez *Lymnaea stagnalis* L. et *Lymnaea emerginata* Say, la meilleure croissance est obtenue aux températures de 18 - 24°C, alors qu'elle l'est à 25-30°C pour les planorbes américaines *Helisoma trivolvis* Say, *Helisoma anceps* Menke et *Helisoma campanulatum* Say. Les planorbes par rapport aux autres familles et notamment celle des *Lymnaeidae* ont tendance à prospérer sous des climats plus chauds. L'influence de la température sur la croissance est plus marquée pendant les premiers mois de la vie (EL HASSAN, 1974). En ce qui concerne notre étude, les planorbes cornées ont une taille moyenne qui ne diffère significativement à 25°C par rapport à 20°C, qu'à partir de l'âge de 21 semaines.

La maturité sexuelle de *Planorbarius corneus* est obtenue à 20°C deux semaines plus tard qu'à 25°C, et la taille est alors, dans les deux cas, de l'ordre de 10 mm. La maturité sexuelle dépend plus de la taille de l'escargot que de son âge (EL HASSAN, 1974). Les planorbes cornées élevées à 15°C, commencent leur reproduction à une taille moyenne de 12,8 mm. Selon IMHOF (1973), *Planorbarius corneus* dépose ses premières pontes pour une taille avoisinant les 15 mm. *Physa acuta* Draparnaud est une espèce que nous avons fréquemment rencontrée en Ille-et-Vilaine, et d'après KRACK (1982) le seuil minimal pour que cette espèce de physe se reproduise se situe entre 10 et 15°C, le maximum étant voisin de 30°C et l'optimum aux environs de 20-25°C (KRACK, 1982). Notons que ce sont également les températures optimales pour la reproduction de *Bulinus truncatus* et *Biomphalaria alexandrina* (EL HASSAN, 1974) bien que ces espèces aient une aire de répartition géographique différente de *Physa acuta* .

Pendant 20 semaines, les capacités reproductrices des individus placés à 20 et 25°C sont peu différentes, puis l'effet bénéfique de 20°C par rapport à 25°C s'exprime par une augmentation importante du nombre de pontes et d'oeufs par individu et pour deux semaines. De plus, le nombre d'oeufs par ponte est en général plus important à 20°C qu'à 25°C. Le partage de l'énergie entre la croissance et la reproduction semble donc s'effectuer différemment selon la température. Il apparaît ainsi que la reproduction est favorisée par une température de 20°C alors que, nous l'avons vu, c'est à 25°C que la croissance est la meilleure. Une augmentation de la température entraîne une croissance plus importante mais diminue les capacités reproductrices. VIANEY LIAUD (1982) trouve un résultat identique chez *Biomphalaria glabrata* Say et précise qu'une température de 33°C stérilise la planorbe. L'auteur ajoute que la température n'agit pas sur la différenciation et le développement de l'appareil génital mais qu'elle en perturbe le fonctionnement. De plus, la stérilité n'est pas définitive, et l'appareil génital fonctionne dès que la température diminue. Par contre, MICHELSON (1961) note que la température de 30°C conduit à la castration des individus s'ils sont sexuellement immatures, et à la régression des organes sexuels femelles dans le cas d'escargots matures.

Dans une étude réalisée sur l'influence de la photopériode sur la croissance et l'activité reproductrice de *Lymnaea stagnalis*, BOHLKEN et al. (1978) démontrent l'antagonisme existant entre la croissance (favorisée par les courtes ou moyennes photophases) et la reproduction femelle (meilleure sous longue photophase). Ces auteurs précisent que "les processus antagoniques de la croissance du corps et de la reproduction femelle sont coordonnés par des centres endocriniens des lobes latéraux". Notre condition "température de 25°C" serait à rapprocher des photophases courtes et moyennes, et la température de 20°C des longues photophases.

CONCLUSION.

Le meilleur taux de croissance de la population de *Planorbarius corneus* élevée au laboratoire est obtenu pour des températures allant de 20 à 25°C. En déça, il est d'autant moins bon que la température est basse. Nous observons un certain antagonisme entre la croissance favorisée à 25°C et la reproduction accrue à 20°C.

Ces dernières températures sont enregistrées en Bretagne à la fin du printemps et en été, saisons pendant lesquelles les individus se reproduisent activement et connaissent les plus forts taux de croissance. Mais si la température est un facteur environmental essentiel, ce n'est pas le seul et surtout c'est par leur action combinée que les facteurs du milieu agissent sur les populations animales.

Notre étude est poursuivie jusqu'à la mort de tous les individus de *Planorbarius corneus* dont la durée de vie varie selon les auteurs de 1 an (BERRIE, 1963) à 6 ans (BOETTGER in MOUTHON, 1980) dans la nature et de 6 ans (OLDAM in MOUTHON, 1980) au laboratoire.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

BERRIE, A.D., 1963. Life cycle of Planorbarius corneus L. Nature, 198 : 805-806.

BOHLKEN, S., ANASTACIO, S., VAN LOENHOUT, H. et POPELIER, C., 1978. the influence of day lengh on body growth and female reproductive activity in the pond snail (Lymnaea stagnalis). Gen. Comp. Endocrin., 34 : 109.

BOYCOTT, A.E., 1936. The habitats of the freshwater Mollusca in Britain. Journ. Anim. Ecol., 5, n°1 : 116-179.

CLAMPITT, P.T., 1972. Seasonal migrations and others movements in Douglas Lake Pulmonate snails. Malacol. Rev., 5 : 11-12.

CLAMPITT, P.T., 1974. Seasonal migratory cycle and related movements of the freshwater Pulmonate snail, Physa integra. Am. Midl. Nat., 92 : 275-300.

EL HASSAN, A.A., 1974. Laboratory studies on the direct effect of temperature on Bulinus truncatus and Biomphalaria alexandrina, the snail intermediate hosts of schistosomes in Egypt . Fol. Parasitol., 21 : 181-187.

HODASI, J.K., 1976. The effects of low temperature on Lymnaea truncatula. Z. Parasitenk., 48 : 281-286.

IMHOF, G., 1973. Der einfluss von temperatur und photoperiode auf den Lebenzyklus einiger süsswasser Pulmonaten. Malacol., 14 : 393-395.

KRACK, M., 1982. Effects of sudden temperature change on behaviour, oviposition and mortality in Physa acuta Draparnaud. Malacol., 22, n°1-2 : 167-170.

MICHELSON, E.H., 1961. The effect of temperature on growth and reproduction of Australorbis glabratus in the laboratory.

MOUTHON, J., 1980. Contribution à l'écologie des Mollusques des eaux courantes : esquisse biotypologique et données écologiques. Thèse de 3ème cycle, Sc. Biol. Ecol., PARIS VI, 178 pages.

OLSSON, T.L., 1984. Winter sites and cold-hardiness of two Gastropod species in a boreal river. Polar. Biol., 3 : 227-230.

ROWAN, W.B., 1966. Autum migration of Helisoma trivolvis in Montana. Nautilus, 79 : 108-109.

VAIDYA, D.P. et NAGABHOSHANAM, R., 1978. Laboratory studies on the direct effect of temperature on the freshwater snail, Indoplanorbis exustus. Hydrobiologia, 61, n°3 : 267-271.

VAN DER SCHALIE, H., BERRY, E.G., 1973. The effects of temperature on growth and reproduction of aquatic snails.Sterkiana, 50 : 1-92.

VIANEY-LIAUD, M., 1982. Effets des hautes températures sur la reproduction de Biomphalaria glabrata (Mollusca, Basommatophora).Malacol., 22, n°1-2 : 159-165.

HALIOTIS, 18 (1988) : 195-205.

CHIMIOAUTOTROPHIE ET NUTRITION CHEZ LES *LUCINACEA*, BIVALVES LITTORAUX DE MILIEUX REDUCTEURS

I - ACTIVITES ENZYMATIQUES DES BACTERIES CHIMIOAUTOTROPHES ASSOCIEES AUX BRANCHIES.

par

Marcel DIOURIS*, Dario MORAGA**, Marcel LE PENNEC**, Angèle HERRY**, Anne DONVAL**

*Laboratoire de Physiologie Végétale, Faculté des Sciences - 29287 BREST CEDEX.
**Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences - 29287 BREST CEDEX.

ABSTRACT : ENZYMATIC ACTIVITIES OF CHEMOAUTOTROPHIC BACTERIA ASSOCIATED WITH THE GILL OF *LUCINACEA* (BIVALVE MOLLUSCS).

Numerous littoral lucinids and thyasirids inhabiting reduced substrates harbor endocellular bacteria in their gill. Enzymatic studies were conducted on four littoral species in order to gain a better understanding of this heterospecific association.

Ribulose biphosphate carboxylase (RuBPCase), which is characteristic of Calvin-Benson cycle, was detected thus demonstrating that chemoautotrophy is carried out by these endocellular microorganisms.

Adenosine phosphate reductase, Rhodanese and ATP sulfurylase (enzymes of sulphur metabolism) were also found, suggesting the presence of a sulphur oxidizing mechanism as an energy source for the synthesis of organic matter.

RuBPCase and APS reductase activities were not detected in tissues other than gill.

In order to compare with bivalve belonging to other families (Tellinidae and Cardiidae) living in the same biotopes, RuBPCase activity was tested in various tissues. This enzyme was not detected in all these species lacking endocellular bacteria in their gill.

The results obtained suggest that in these littoral *Lucinacea*, the bacteria-bivalve relationship is symbiotic.

RESUME :

De nombreux lucinidés et thyasiridés littoraux vivant dans des milieux réducteurs hébergent dans leur branchie des bactéries endocellulaires. Aussi, pour mieux caractériser cette association hétérospécifique, des études enzymatiques ont été réalisées sur quatre espèces littorales.

Une activité due à la ribulose biphosphate carboxylase (RuBPCase), enzyme caractéristique du cycle de Calvin-Benson, a été détectée, ce qui montre la chimioautotrophie de ces microorganismes endocellulaires.

Les activités adénosine phosphosulfate réductase, rhodanèse et ATP sulfurylase (enzymes liées au métabolisme du soufre) ont également été mises en évidence. Elles semblent indiquer la présence d'un mécanisme d'oxydation des sulfures pour libérer l'énergie nécessaire à l'élaboration de la matière organique par chimioautotrophie.

Les activités RuBPCase et APS réductase n'ont pas été détectées en dehors des tissus branchiaux.

Par comparaison, l'activité de la RuPBCase a été recherchée dans divers tissus de bivalves, vivant dans les mêmes milieux, mais appartenant à d'autres familles : tellinidés, cardiidés. Chez tous ces mollusques, dont les branchies sont dépourvues de microorganismes endocellulaires, l'activité de cette enzyme n'a pas été décelée.

Les résultats ainsi obtenus suggèrent que chez les *Lucinacea* l'association bactéries-bivalves est de type symbiotique.

Mots clés : *Lucinacea*. Bactéries endosymbiotiques. chimioautotrophie. RuBPCase. Enzymes des composés soufrés.

Key words : *Lucinacea*. Endosymbiotic bacteria. Chemoautotrophy. RuBPCase. Sulfur compound enzymes.

INTRODUCTION

De nombreux sites d'hydrothermalisme actif de la ride orientale du Pacifique et de certains endroits de la zone de subduction du Japon hébergent de vastes colonies d'invertébrés dont la particularité la plus frappante est la nutrition non pas par voie photosynthétique, mais par des bactéries endosymbiotiques chimioautotrophes (Felbeck et al., 1985 ; Fiala-Médioni et Le Pennec, 1986). Les résultats obtenus sur les communautés profondes ont suscité des recherches sur les animaux des milieux réducteurs côtiers. C'est ainsi que l'association hétérospécifique (bactéries-invertébrés) a été mise en évidence chez de nombreuses espèces dont des oligochètes (Giere, 1981), des pogonophores (Southward et al., 1987) et des bivalves (Felbeck et al., 1981 ; Cavanaugh, 1983 ; Berg et Alatalo, 1984 ; Dando et Southward, 1986). Quatre *Lucinacea* possèdant des bactéries endocellulaires au niveau de leurs branchies (Dando et al., 1986 ; Herry et Le Pennec, 1987 ; Le Pennec et al., 1987) font l'objet de cette étude. Il s'agit de *Thyasira flexuosa*, *Lucinoma borealis*, *Lucinella divaricata* et *Loripes lucinalis* . Pour mieux caractériser cette association hétérospécifique, des recherches enzymatiques ont été réalisées. Nous avons mesuré l'activité de la ribulose biphosphate carboxylase pour caractériser l'autotrophie des microorganismes. Cette enzyme a également été recherchée chez des bivalves vivant dans les mêmes milieux, mais ne possédant pas de bactéries endocellulaires. Ces bivalves vivent en absence de lumière et doivent tirer l'énergie nécessaire à la fixation du CO_2 de l'oxydation de composés réduits. Sachant qu'ils vivent dans des milieux contenant des sulfures, nous avons recherché chez ces organismes quelques enzymes du métabolisme d'oxydation des composés soufrés (APS réductase, ATP sulfurylase et rhodanèse).

Mentionnons que les caractéristiques ultrastructurales des bactéries endocellulaires et celles des filaments branchiaux de ces quatre espèces sont détaillées dans un autre article (Le Pennec et al., 1987).

MATERIEL ET METHODES

Trois espèces : *Loripes lucinalis* , *Lucinoma borealis* et *Lucinella divaricata* appartiennent à la famille des Lucinidae et une espèce : *Thyasira flexuosa* , à celle des Thyasiridae.

- Echantillonnage :

Nous avons retenu trois stations d'échantillonnage : deux dans la rade de Brest (avant port de commerce et plage du Moulin Blanc) et une dans le Finistère sud (Morgat). Une seule espèce a été trouvée dans l'avant port de commerce (*T. flexuosa*) et à Morgat (*L. divaricata*). Sur la plage du Moulin Blanc, les trois espèces présentes sont accessibles à basse mer uniquement par un coefficient au minimum voisin de 100.

Pour *Thyasira flexuosa* , la récolte des individus a été effectuée par dragages grâce à la "Sainte-Anne", navire océanographique de l'IFREMER. Sur les autres sites, le sédiment est prélevé à la bâche et passé sur tamis d'une surface de 0,25 m^2 et de 1,5 mm de maille. Les individus vivants sont immédiatement récupérés. Pour chaque site, des fragments de sédiment, représentés par des carottes de 30 cm de profondeur, sont récoltés pour l'analyse et le dosage des sulfures au laboratoire.

- Mesure des activités enzymatiques :

Les animaux ramenés au laboratoire sont aussitôt disséqués pour séparer les branchies du reste du corps. Des aliquotes de branchies et des autres tissus sont congelés à -80°C.

L'activité de la ribulose 1-5 biphosphate carboxylase (EC 4.1.1.39) est mesurée sur l'extrait enzymatique obtenu par homogénéisation des tissus dans du tampon Tris-HCl 0,3 M (pH = 8,0) additionné de 5 mM d'EDTA. L'homogénéisat est passé aux ultra-sons (4 fois 15 secondes), puis centrifugé à 25 000 g pendant 10 minutes. La fixation du Na H $^{14}CO_3$ en présence et en absence de ribulose 1-5 biphosphate est mesurée selon le protocole de Wishnick et Lane (1971) quelque peu modifié. Les 0,5 ml du milieu réactionnel contiennent 20 µM de tampon Tris-HCl (pH = 8,0), 2,5 µM de $MgCl_2$, 10 µM de Na H CO_3, 2,5 µM de glutathion, 1 µM de ribulose 1-5 diphosphate, 1 µCi de Na H^{14} CO_3 (activité spécifique 56 m Ci/mM) et 100 µl d'extrait enzymatique. Le milieu réactionnel est incubé à 20°C et la réaction est arrêtée par addition de HCl 6N et chauffage à 75°C pendant plusieurs heures pour chasser tout le carbonate non fixé dans les molécules organiques. La radio-activité incorporée dans l'échantillon acidifié est mesurée au compteur à scintillation en milieu liquide.

L'APS réductase (AMP sulfite oxydoréductase : EC 1.8.99.2) est mesurée par la méthode de Peck et al. (1965) sur l'extrait enzymatique obtenu par homogénéisation des tissus dans du Tris-HCl 0,3 M (pH = 8,0) additionné de 5 mM d'EDTA, passage aux ultra-sons (4 fois 15 secondes) et centrifugation à 25 000 g pendant 10 minutes. Les 3 ml de milieu réactionnel contiennent 300 µM de Tris-HCl (pH = 8,0), 10 µM d'AMP, 4 µM de ferricyanure de potassium, 10 µM de sulfite de sodium et 100 µl d'extrait. La réduction du ferricyanure est suivie au spectrophotomètre à 410 nm. Le coefficient d'extinction moléculaire est de 0,927 mM^{-1} cm^{-1} (Fisher et Hand, 1984).

L'activité de la rhodanèse (thiosulfate cyanide sulfur-transférase EC:2.8.1.1.) est déterminée par la méthode de Smith et Lascelles (1966) légèrement modifiée. Les tissus sont broyés dans du tampon Tris-HCl (pH = 8,7), passés aux ultra-sons (4 fois 15 secondes et centrifugés à 25 000 g. Les 3 ml de milieu réactionnel contiennent 150 µM de tampon Tris-HCl 0,3 M (pH = 8,7), 100 µM de thiosulfate de sodium, 100 µM de cyanure de sodium (Na CN/HCl, 2,5/1 mole à mole), 0,5 µM de dichlorophénol-indophénol (DCIP), 0,15 mg de phénazine méthasulfate (PMS) et 100 µl d'extrait enzymatique. La cuvette de référence contient les mêmes composés, exception faite du thiosulfate. La réduction du DCIP est suivie à température ordinaire (18 - 20°C) au spectrophotomètre à 600 nm.

L'activité de l'ATP sulfurylase (ATP sulfate adénylyltransférase EC:2.7.7.4.) est mesurée par dosage de l'ATP formé au cours de la réaction APS^{2-} + PPi ⇌ ATP + SO_4^{2-} selon la méthode décrite par Schmutz et Brunold (1982) modifiée selon les conditions expérimentales suivantes. Les tissus sont broyés dans du tampon Tris-HCl 0,1 M (pH = 8,0) contenant 2 mM de $MgCl_2$, 100 mM de KCl et 10 mM de dithiothréitol, passée aux ultra-sons (4 fois 15 secondes) et centrifugés à 25 000 g. Le milieu réactionnel contient 50 µl de PPi à 50 µM/l, 50 µl d'eau distillée, 25 µl d'APS à 20 µM/l et 25 µl d'extrait enzymatique. La mesure de la teneur en ATP est faite par injection de 100 µl de complexe luciférine - luciférase après 30 secondes à 1 minute d'incubation. Un tube témoin, servant de standard interne et contenant 0,1 nM d'ATP, permet de s'affranchir du phénomène d'affaiblissement lumineux dû à l'extrait enzymatique. D'autres tubes témoins permettent de tenir compte de l'ATP et des ATPases apportés par l'extrait.

- Dosages des protéines :

La teneur en protéines des extraits tissulaires est déterminée selon la méthode de Bradford (1976) en utilisant la BSA (sérum albumine de boeuf) comme témoin.

- Expression des résultats :

Les activités enzymatiques sont exprimées en µM ou en nM de substrat transformé par minute et par gramme de matière fraîche ou encore en nM de substrat transformé par mg de protéines extraites.

RESULTATS

- Ribulose biphosphate carboxylase :

Une activité RuBPCase, enzyme caractéristique du cycle de Calvin-Benson, est détectée dans les extraits branchiaux des quatre lucines étudiées (fig. 1). L'activité reste linéaire pendant au moins 45 minutes. Acune activité, ou seulement à l'état de trace, n'est décelée dans les extraits des autres organes.

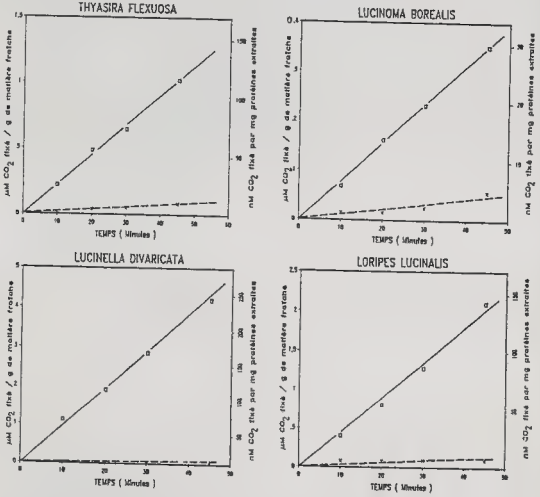


Figure 1 : Activité RuBPCase des extraits branchiaux (□) et des extraits des autres organes (X) chez quatre lucines.

L'activité de la RuBPCase est variable suivant l'espèce, en particulier elle est faible chez *Lucinoma borealis*, beaucoup plus faible que celle mesurée par Dando et al. (tabl. 1).

ESPECES	Activité uM.min^{-1}.g^{-1}mat.fraîche	Référence
Codakia orbicularis	0,21	BERG et ALATALO, 1984
Codakia orbiculata	0,14	SCHWEIMANNS et FELBECK, 1985
Codakia costata	0,32	" "
Anodontia philippiana	0,1	" "
Lucina radians	0,03	" "
Parvilucina multilineata	0,03	" "
Lucina floridana	0,03	FISHER et HAND, 1984
Lucinoma annulata	0,1	FELBECK et al., 1981
Myrtea spinifera	0,045	DANDO et al, 1985
Thyasira sarsi	0,144	DANDO et SOUTHWARD, 1986
Thyasira equalis	0,002	" "
Thyasira flexuosa	0,08	" "
Thyasira flexuosa	0,021	* Présente étude
Lucinoma borealis	0,225	DANDO et al., 1986
Lucinoma borealis	0,007	* Présente étude
Lucinella divaricata	0,116	* "
Loripes lucinalis	0,046	* "

Tableau 1 : Activité RuBPCase des extraits branchiaux des *Lucinacea*.

D'autre part, aucune activité de la RuBPCase n'a été détectée chez *Tellina tenuis*, bivalve vivant dans les mêmes milieux que *Lucinella divaricata* ni chez *Acanthocardia equinata* qui habite les mêmes biotopes que *Loripes lucinalis*, *Thyasira flexuosa* et *Lucinoma borealis* (tabl. 2). L'autotrophie mesurée par une activité RuBPCase est vraisemblablement due aux microorganismes endocellulaires.

- Enzymes du métabolisme des composés soufrés :

L'APS réductase permettant la fixation du sulfite sur l'AMP est mesurée aux niveaux des extraits branchiaux de *Thyasira flexuosa*, *Lucinella divaricata* et *Loripes lucinalis* (fig. 2). *Lucinoma borealis* n'a pas été étudié mais une activité APS réductase a été trouvée chez cette espèce par Dando et al. (1986). Aucune activité APS réductase n'est décelées au niveau des autres organes (tabl. 2).

Espèces		Cycle Calvin-Benson RuBPCase	Métabolisme des composés soufrés APS réductase	ATP sulfurylase	Rhodanese
Thyasira flexuosa	Branchies	0,021	0,038	0,055	0,49
	autres organes	n.d.	n.d.	0,015	0,40
Lucinoma borealis	Branchies	0,007	-	0,080	0,23
	autres organes	n.d.	-	0,015	0,15
Lucinella divaricata	Branchies	0,116	0,084	0,043	0,70
	autres organes	n.d.	n.d.	0,020	0,22
Loripes lucinalis	Branchies	0,046	0,08	0,075	1,85
	autres organes	n.d.	n.d.	0,025	0,45
Tellina tenuis *	Branchies	n.d.	-	-	-
	autres organes	n.d.	-	-	-
Acanthocardia * *equinata*	Branchies	n.d.	-	-	-
	autres organes	n.d.	-	-	-

Tableau 2 : Enzyme du cycle de Calvin-Benson et du métabolisme des composés soufrés chez les *Lucinacea*. Activité exprimée en µM de substrat transformé par minute et par gramme de matière fraîche. (n.d. : non détectée, - : non étudiée, * : témoins).

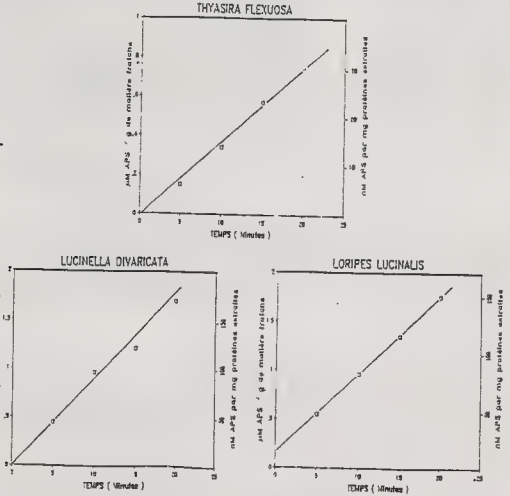


Figure 2 : Activité APS réductase des extraits branchiaux chez trois lucines.

L'ATP sulfurylase qui catalyse la transformation de l'APS en ATP et sulfate est mesurée chez les quatre lucines aussi bien au niveau des extraits branchiaux qu'au niveau des autres organes (tabl. 3). L'activité reste cependant plus importante au niveau des branchies.

	THYASIRA FLEXUOSA	*LUCINOMA BOREALIS*	*LUCINELLA DIVARICATA*	*LORIPES LUCINALIS*
BRANCHIES	55	80	43	75
AUTRES ORGANES	15	15	20	25

Tableau 3 : Activité ATP sulfurylase des extraits branchiaux et des extraits des autres organes chez quatre lucines.
Activité exprimée en $nM.min^{-1}.g^{-1}$ de matière fraîche.

La rhodanèse, permettant le transfert d'un sulfure sur le cyanure à partir du thiosulfate, est également mesurée chez les quatre lucines tant au niveau des extraits branchiaux qu'au niveau des autres organes avec toutefois une plus forte activité au niveau des branchies (fig. 3 et tabl. 2).

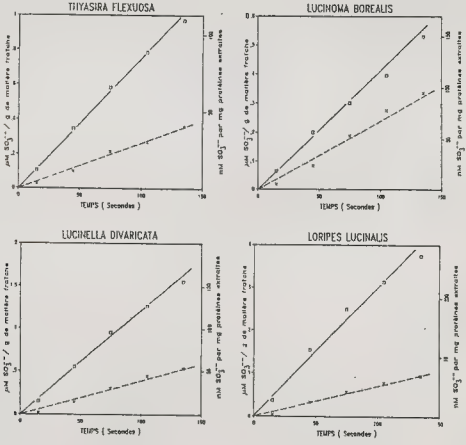


Figure 3 : Activité de la rhodanèse des extraits branchiaux (□) et des extraits des autres organes (X) chez quatre lucines.

DISCUSSION

Les quatre lucines récoltées sur les côtes bretonnes vivent dans des milieux réducteurs formés de sable fin et de vase. Leur écologie a été abordée par plusieurs auteurs dont Allen (1958), Ollivier (1968), Moore et al. (1968), Glémarec (1969) et Monnat (1970).

Ces quatre bivalves montrent une activité RuBPCase dans les extraits tissulaires branchiaux. Cette enzyme est caractéristique de la présence du cycle de Calvin-Benson permettant la fixation du carbone d'origine minérale chez les microorganismes autotrophes et les plantes de type C3. La présence de cette enzyme dans les tissus animaux, à l'exception du système digestif (contamination par la nourriture ou des bactéries) et des tissus verts (algues ou chloroplastes symbiotiques) a été utilisée pour caractériser l'existence de bactéries symbiotiques autotrophes chez certains invertébrés (Felbeck, 1981 ; Felbeck et al., 1981).

La présence de la RuBPCase a été montrée chez de nombreux *Lucinacea* (tabl. 3). Tous ces bivalves, ainsi que d'autres tel *Solemya velum* (Cavanaugh, 1983), possèdent dans leurs cellules branchiales des microorganismes endocellulaires ayant une morphologie et une ultrastructure typiques des bactéries Gram-négatif.

Le fait que la RuBPCase n'ait pas été trouvée dans les autres extraits tissulaires, ni chez les bivalves *Tellina tenuis* et *Acanthocardia equinata* ne possédant pas de bactéries endocellulaires (tabl. 2), est un argument frappant en faveur de l'hypothèse que l'autotrophie mesurée est manifestée par les endosymbiontes. Or, ces microorganismes vivent à plusieurs centimètres de profondeur dans un milieu vaseux contenant des sulfures. Ils ne peuvent donc tirer l'énergie qui leur est nécessaire à la fixation du carbone que de l'oxydation des composés soufrés, comme l'ont souligné Dando et al. (1986) et Dando et Southward (1986).

Nous avons recherché trois enzymes intervenant à différents stades de l'oxydation des sulfures : APS réductase, ATP sulfurylase et rhodanèse, et trouvé leurs activités chez les quatre lucines étudiées.

L'APS réductase n'est détectée qu'au niveau des extraits branchiaux. En revanche, les deux autres enzymes sont décelées à la fois au niveau des extraits branchiaux et des extraits des autres organes avec toutefois une activité plus forte au niveau des extraits branchiaux (tabl. 2). Selon Cavanaugh (1985), seule l'APS réductase doit être considérée comme une enzyme caractéristique de l'oxydation des sulfures car elle intervient uniquement chez les bactéries. La rhodanèse et l'ATP sulfurylase sont des enzymes ubiquistes dans le monde vivant ; la première catalyse des réactions de détoxification, la seconde catalyse la première réaction d'activation des sulfates chez les plantes et les bactéries et l'utilisation des sulfates chez les animaux. Toujours d'après Cavanaugh (1985), la présence de l'APS réductase dans les tissus animaux présentent une activité RuBPCase ne provenant pas de symbiontes photosynthétiques sous-entend un mécanisme d'oxydation des sulfures servant de source d'énergie aux symbiontes chimioautotrophes. Les animaux étudiés ici présentent cette particularité et doivent par conséquent être classés dans cette catégorie. A ce titre nous qualifierons ces bactéries endocellulaires de chimioautotrophes sulfo-oxydantes. Pour confirmer cette hypothèse, il serait intéressant de démontrer une synthèse d'ATP et de NADPH dépendant de l'énergie d'oxydation des sulfures dans les bactériocytes.

Bien que les résultats précédents, en accord avec ceux de la littérature de ces dernières années (tabl. 3), permettent d'avancer l'hypothèse d'une symbiose bactéries endocellulaires branchiales - bivalve hôte, de nombreux problèmes restent à résoudre, en particulier quelle est la part que retirent de cette symbiose les deux protagonistes. Si on peut facilement concevoir que le mollusque se nourrit de substances carbonées élaborées par les bactéries chimioautotrophes, encore faut-il démontrer qu'il y a effectivement transport de ces substances vers les autres organes pour assurer la croissance et le développement de ces bivalves.

Ces lucines possèdent un système digestif qui bien que réduit (Donval et al., 1987) permet aux bivalves de se nourrir à partir de la matière particulaire. Dès lors, il est intéressant de déterminer la part qui revient d'une part aux procaryotes, d'autre part au système digestif dans la nutrition du bivalve. Ceci pourrait être abordé en mesurant le rapport $^{13}C/^{12}C$ des différents tissus. En effet, Berg et Alatalo (1984) ont montré que chez le lucinidé *Codakia orbicularis* possédant des bactéries endosymbiontes, la valeur du $\delta\,^{13}C$(-23°/$_{oo}$ à -25,9°/$_{oo}$) est nettement inférieure à celle du bivalve *Asaphis deflorata* (-14,2°/$_{oo}$) ne possédant pas d'endosymbiontes. Chez *Solemya reidi*, bivalve possédant des endosymbiontes, mais dépourvu d'appareil digestif, Felbeck (1983) mesure un $\delta^{13}C$ de -30°/$_{oo}$. Si on suppose que le carbone fixé par les procaryotes a un $\delta^{13}C$ de -30°/$_{oo}$, on pourrait déterminer la part qui revient à chaque mode de nutrition du bivalve en mesurant le $\delta^{13}C$ des différents tissus animaux et celui de la matière particulière environnante.

D'autres problèmes demeurent. Il serait nécessaire d'isoler et de cultiver les bactéries endocellulaires sur milieu approprié afin de déterminer leur métabolisme chimioautotrophe et de mesurer leur $\delta^{13}C$. Les différentes tentatives de culture n'ont à notre connaissance pas encore abouti.

Ce type de symbiose doit être largement répandu chez les invertébrés vivant dans les milieux réducteurs. De ce fait, l'utilisation de l'énergie à partir des composés soufrés réduits permet la nutrition et la croissance des bivalves en dehors des périodes d'apport de matière organique provenant du plancton et des algues benthiques. Il semble cependant que chez les bivalves habitant les biotopes réducteurs, les lucinacés, dans leur grande majorité, soient les seuls à avoir pu développer un tel schéma nutritionnel.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement Alain Paimbéni et Alain Le Mercier pour la réalisation des figures et tableaux.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLEN, J.A., 1958. On the basic form and adaptations to habitat in the Lucinacea (Eulamellibranchia).Phil. Trans. R. Soc. Lond., B 241 : 421-484.

BERG, C.J. et ALATALO, P., 1984. Potential of chemosynthesis in molluscan mariculture. Aquaculture, 39 : 165-179.

BRADFORD, M.M., 1976. A rapide and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of dye binding. Anal. Biochem., 72 : 248-254.

CAVANAUGH, C.M., 1983. Symbiotic chemoautotrophic bacteria in marine invertebrates from sulphide-rich habitats. Nature, 302 : 58-61.

CAVANAUGH, C.M., 1985. Symbioses of chemoautotrophic bacteria and marine invertebrates from hydrothermal vents and reducing sediments. Biol. Soc. Wash. Bull., 6 : 373-388.

DANDO, P.R., SOUTHWARD, A.J., SOUTHWARD, E.C., TERWILLIGER, N.B. et TERWILLIGER, R.C., 1985. Sulphur-oxiding bacteria and haemoglobin in gills of bivalve molluscs *Myrtea spinifera*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 23 : 85-98.

DANDO, P.R. et SOUTHWARD, A.J., 1986. Chemoautotrophy in bivalve molluscs of the genus *Thyasira*. J. Mar. Biol. Ass., U.K., 66 : 915-929.

DANDO, P.R., SOUTHWARD, A.J. et SOUTHWARD, E.C., 1986. Chemoautotrophic symbionts in the gills of the bivalve mollusc *Lucinoma borealis* and the sediment chemistry of its habitats. Proc. R. Soc. Lond., B 227 : 227-247.

DONVAL, A., LE PENNEC, M., HERRY, A., DIOURIS, M. et MORAGA, D., 1987 - Les caractéristiques du tube digestif d'un Bivalve symbiotique, *Thyasira flexuosa* (Thyasiridae). Haliotis (sous presse).

FELBECK, H., 1981. Chemoautotrophic potential of the hydrothermal vent tube worm, *Riftia pachyptila* Jones (Vestimentifera). Science, 213 : 336-338.

FELBECK, H., CHILDRESS, J.J. et SOMERO, G.N., 1981. Calvin-Benson cycle and sulphide oxydation enzymes in animals from sulfide-rich habitats. Nature, 293 : 291-293.

FELBECK, H., 1983. Sulfide oxydation and carbon fixation by the gutless clam *Solemya reidi* : an animal-bacteria symbiosis. J. Comp. Physiol., B 152 : 3-11.

FELBECK, H., POWELL, A. et HAND, S.C., 1985. Metabolic adaptations of hydrothermal vent animals. Biol. Soc. Wash. Bull., 6 : 261-272.

FIALA-MEDIONI, A. et LE PENNEC, M., 1986. Adaptative characteristics of the bivalve molluscs associated with the interstitiel emissions in the subduction zones of Japan. Tectonophysic (sous presse).

FISHER, M.R. et HAND, S.C., 1984. Chemoautotrophy symbionts in the bivalve *Lucina floridana* from seagrass beds. Biol. Bull., 167 : 445-459.

GLEMAREC, M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental nord-gascogne. Thèse Fac. Sc. Brest : 1-167.

GIERE O., 1981. The gutless marine oligochaete *Phallodulus leukodermatus*. Structural studies on an aberrant tubificid associated with bacteria. Mar. Ecol. Prog. Ser., 5 : 353-357.

HERRY, A. et LE PENNEC, M., 1987. Endosymbiont bacteria in the gill of the littoral bivalve molluscs *Thyasira flexuosa* (Thyasiridae) and *Lucinella divaricata* (Lucinidae). Symbiosis , 4 : 25-36.

LE PENNEC, M., HERRY, A., DIOURIS, M., MORAGA, D. et DONVAL, A., 1987. Chémoautotrophie bactérienne chez le mollusque bivalve littoral *Lucinella divaricata* (Linné). C.R. Acad. Sc. Paris, T. 305, III : 1-5.

LE PENNEC, M., HERRY, A., DIOURIS, M., MORAGA, D. et DONVAL, A., 1987. Chimioautotrophie et nutrition chez les Lucinacea, bivalves littoraux de milieux réducteurs. II. Caractéristiques morphologiques des bactéries symbiotiques et modifications structurales adaptatives des branchies de l'hôte. Haliotis (sous presse).

MONNAT, J.Y., 1970. Introduction à l'étude de la reproduction chez *Lucinoma borealis* (Linné) Bivalvia, Lucinacea. Thèse 3e cycle, Fac. Sc. Brest : 1-82.

MOORE, H.B., DAVIES, L.T., FRASER, T.H., GORE, R.H. et LOPEZ, N.N., 1968. Some biomass figures from a tidal flat in Biscaye Bay, Florida. Bull. Mar. Sci., 18 : 261-279.

OLLIVIER, M.T., 1968. Etude des peuplements de Zoostères, Lucines et Sabelles de la région dinardaise. Thèse de 3e cycle, Fac. Sc. Aix-Marseille : 54 p.

PECK, H.D., DEACON, T.E. et DAVIDSON, J.T., 1965. Studies on adenosine 5-phosphosulfate reductase from *Desulfovibrio desulfuricous* and *Thiobacillus thioparus*. I. The assay and purification. Biochem. Biophys. Acta, 96 : 429-446.

SCHWEIMANNS, M. et FELBECK, H., 1985. Significance of the occurrence of chemoautotrophic bacterial endosymbionts in lucinid clams from Bermuda. Mar. Ecol. Prog. Ser., 24 : 113-120.

SMITH, A.J. et LASCELLES, J., 1966. Thiosulphate metabolism and rhodanese in *Chromatium sp.* strain D. J. Gen. Microbiol., 42 : 357-370.

SCHMUTZ, D. et BRUNOLD, C., 1982. Rapid and simple measurement of ATP-sulfurylase activity in crude plant extracts using and ATP meter for bioluminescence determination. Anal. Biochem., 121 : 151-155.

SOUTHWARD, A.J., SOUTHWARD, E.C., DANDO, P.R., RAU, G.H., FELBECK, H. et FLUGEL, H., 1987. Bacterial symbionts and low $^{13}C/^{12}C$ ratios in tissues of Pogonophora indicate unusual nutrition and metabolism. Nature, 293 : 616-620.

WISHNICK, N. et LANE, D., 1971. Ribulose diphosphate carboxylase from spinach leaves. Methods Enzymol., 23 : 570-577.

HALIOTIS, 18 (1988) : 207-217.

CHIMIOAUTOTROPHIE ET NUTRITION CHEZ LES *LUCINACEA*, BIVALVES LITTORAUX DE MILIEUX REDUCTEURS

II - CARACTERISTIQUES MORPHOLOGIQUES DES BACTERIES SYMBIOTIQUES ET MODIFICATIONS STRUCTURALES ADAPTATIVES DES BRANCHIES DE L'HOTE.

par

Marcel LE PENNEC*, Angèle HERRY*, Marcel DIOURIS**, Dario MORAGA*, Anne DONVAL*

*Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences - 29287 BREST CEDEX.
**Laboratoire de Physiologie Végétale, Faculté des Sciences - 29287 BREST CEDEX.

ABSTRACT : CHEMOAUTOTROPHY AND NUTRITION IN SOME LITTORAL BIVALVES OF REDUCED BIOTOPES.
II - MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF SYMBIONTS AND ADAPTATIVE STRUCTURAL MODIFICATIONS OF THE GILL HOST.

Recent studies conducted on marine invertebrates of deep and reduced littoral biotopes permit a better understanding of some aspects of the bacteria-host symbiotic relationship.

Among littoral bivalves, it is mainly in the lucinids and the thyasirids that we find a majority of species adaptated to live with endocellular gill symbionts. Chemoautotrophy of these microorganisms can be detected by measurement of characteristics enzymes of biogeochemical cycles, but these bacteria are mainly sulfur-oxydizing.

These endosymbiotic bacteria are progressively degraded in the gill cells. They can constitute an important trophic source for the molluscs.

This contribution describes the fine structure of the gill filaments and symbionts for four species of littoral bivalves.

RESUME :

Les récentes études réalisées sur les invertébrés marins de milieux réducteurs profonds et littoraux contribuent à mieux comprendre certains aspects de la relation symbiotique bactéries-hôte.

Chez les bivalves littoraux, c'est surtout chez les lucinidés et les thyasiridés que l'on trouve le plus grand nombre d'espèces adaptées à cette vie associative hétérospécifique. Les bactéries endocellulaires, progressivement dégradées dans les cellules branchiales, peuvent constituer une source de nourriture pour les mollusques.

Dans cette étude nous analyserons les caractéristiques structurales symbiotiques chez quatre espèces de bivalves littoraux.

Mots clés : Bactéries endosymbiotiques. Ultrastructure. Filaments branchiaux.
Biotopes réducteurs. Bivalves littoraux.

Key words : Endosymbiont bacteria. Ultrastructure. Gill filaments.
Reduced substrates. Littoral bivalves.

INTRODUCTION

Les études réalisées sur les bivalves profonds des sites d'hydrothermalisme actif de la ride orientale du Pacifique et des zones de subduction du Japon soulignent l'intérêt, pour les bivalves, de la relation symbiotique bactéries-hôtes (Cavanaugh et al., 1981 ; Felbeck et al., 1981 ; Cavanaugh, 1983 ; Fiala-Médioni, 1984 ; Le Pennec et Hily, 1984 ; Fiala-Médioni et Le Pennec, 1986 ; Le Pennec et Fiala-Médioni, 1986). Chez toutes les espèces de bivalves étudiées à ce jour et provenant de ces milieux réducteurs, la branchie, extraordinairement développée, héberge des bactéries endocellulaires chimioautotrophes.

La chimioautotrophie de ces microorganismes procaryotes peut être détectée par la mesure de l'activité de certaines enzymes caractéristiques de cycles biogéochimiques : Ribulose 1-5 biphosphate carboxylase, APS réductase, ATP sulfurylase, thiosulfate transférase, nitrate réductase... L'activité de ces différentes enzymes a été mesurée chez les quatre espèces de bivalves littoraux étudiés ci-après (Diouris et al., 1987). Ces bactéries sont en majorité sulfureuses, mais des méthanotrophes ont été mises en évidence récemment (Childress et al., 1986). L'oxydation enzymatique des composés soufrés permet la synthèse de molécules riches en énergie (ATP et NADPH) qui sont ensuite utilisées pour réduire le CO_2 en carbone organique selon le schéma proposé par Felbeck et al. (1981).

Des relations hétérospécifiques bactéries-invertébrés existent aussi chez des bivalves habitant des milieux réducteurs littoraux et notamment les lucinacés comme l'ont montré plusieurs auteurs (Felbeck et al., 1981 ; Cavanaugh, 1983 ; Berg et Alatolo, 1984 ; Fisher et Hand, 1984 ; Dando et al., 1985, 1986 ; Schweimanns et Felbeck, 1985 ; Dando et Southward, 1986 ; Southward, 1986 ; Herry et Le Pennec, 1987 ; Le Pennec et al., 1987).

Les bactéries endocellulaires chimiosynthétiques s'observent uniquement dans la branchie qui subit de profondes modifications structurales et ultrastructurales. La fonction trophique de cet organe est largement accrue et en parallèle celle du tractus digestif diminuée, ce qui entraîne chez ce dernier des modifications régressives plus ou moins poussées.

Dans cette étude, nous analyserons les caractéristiques structurales des microorganismes et les modifications adaptatives de la branchie chez quelques espèces de lucinacés littoraux : *Lucinoma borealis*, *Loripes lucinalis*, *Lucinella divaricata* et *Thyasira flexuosa*.

MATERIEL ET METHODES

T. flexuosa a été récolté par dragage dans la zone subtidale du port de commerce de Brest (Finistère). Les exemplaires de *L. divaricata* ont été prélevés à la bêche, à Morgat (Finistère), à proximité d'herbiers à zoostères découvrant lors des basses mers de vives-eaux (coefficient > 100). *L. lucinalis* et *L. borealis* ont été récoltés à la bêche, à basses mers de vives-eaux (coefficient > 90), près d'un émissaire d'eaux usées débouchant sur la plage du Moulin Blanc (Brest).

Pour l'observation au MEB (JEOL 35), les tissus branchiaux ont été fixés dans le liquide de Bouin, déshydratés, inclus dans la paraffine, coupés au microtome (e = 5 µm), montés entre lame et lamelle, séchés à l'appareil à point critique et métallisés à l'or.

Pour la préparation des coupes semi-fines (e = 1 µm) et les observations au MET (JEOL 100 CX), les tissus sont fixés au glutaraldéhyde à 3 %, post-fixés dans le tétroxyde d'osmium à 2 % et inclus dans la résine Spurr. Les coupes semi-fines sont colorées au bleu de toluidine, les coupes ultra-fines sont contrastées par l'acétate d'uranyle (7 %) et le citrate de plomb (0,1 %).

RESULTATS

La branchie présente les mêmes caractéristiques morphologiques et structurales chez les lucinidés et les thyasiridés déjà mises en évidence par plusieurs auteurs dont Southward (1986), Le Pennec et al. (1987), Herry et Le Pennec (1987). Nous rappelons sommairement les principaux traits structuraux.

L'unité structurale de cet organe est constituée par le filament qui est formé par un épithélium simple reposant sur une lame basale délimitant un espace lacunaire. Ce filament peut être divisé en trois régions en fonction des catégories cellulaires : deux zones ciliées, frontale et abfrontale, séparées par une région latérale, dépourvue de cils (pl. I, 1, 2).

= La zone ciliée : Comme chez tous les bivalves qui possèdent des bactéries chimioautotrophes endocellulaires, la région ciliaire est extrêmement réduite. Elle est constituée :

. de cellules frontales prismatiques hautes à noyau globuleux et à cytoplasme granuleux renfermant quelques mitochondries ; leur pôle apical présente des microvillosités et quelques cils.

. de cellules latéro-frontales à garniture ciliaire importante et à microvillosités. Le noyau occupe presque tout le volume cellulaire. Certaines de ces cellules ne montrent que des microvillosités, elles possèdent un noyau allongé et des mitochondries dans leur cytoplasme.

. de cellules latérales aux cils nombreux, longs et régulièrement répartis sur toute la surface apicale. Elles sont prismatiques basses, leur noyau est en position basale et leur cytoplasme comprend de nombreuses mitochondries.

= La région latérale occupe la majeure partie du filament. Elle est constituée de quelques cellules à microvillosités jouxtant les cellules ciliaires latérales et de nombreux bactériocytes.

Légende de la Planche I :

Fig. 1 - Coupe semi-fine de filaments branchiaux de *Thyasira flexuosa*. Les régions ciliées frontales (rf) et abfrontales (raf) sont séparées par une région latérale (rl). Echelle : 60 µm.

Fig. 2 - Coupe semi-fine d'une portion de filament de *Loripes lucinalis*. Bactériocyte (b), cellule latérale (cl), cellule latéro-frontale (clf), cellule frontale (cf). Echelle : 6 µm.

Fig. 3 - Bactériocyte chez *Lucinella divaricata*. Microvillosités (mv), bactérie (b), noyau (n), mitochondries (mi), phagosomes (pg). Echelle : 0,5 µm.

Fig. 4 - Endocytose de bactéries chez *Thyasira flexuosa*. Vacuole (v), bactérie (b), microvillosités (mv). Echelle : 0,2 µm.

Fig. 5 - Endocytose de bactéries chez *Loripes lucinalis*. Vacuole (v), bactérie (b), microvillosités (mv). Echelle : 0,1 µm.

Légende de la Planche II :

Fig. 1 - Bactéries chez *Thyasira flexuosa*. Nucléoïde (nu), cytoplasme (cy), vésicules (ve). Des bactériophages (ba) sont présents dans le cytoplasme d'une bactérie. Echelle : 0,06 µm.

Fig. 2 - Bactéries chez *Lucinella divaricata*. Petite bactérie (pb), grande bactérie (gb) avec glycogène (gly) intracytoplasmique et vésicule périphérique (ve). Echelle : 0,2 µm.

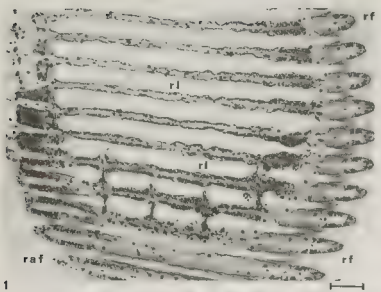
Fig. 3 - Lyse bactérienne chez *Thyasira flexuosa*. Figures d'aspect myelinique (my), dégénérescence bactérienne (db), bactériophage (ba), lipide (li). Echelle : 0,2 µm.

Fig. 4 - Lyse bactérienne chez *Lucinella divaricata*. Disparition progressive du cytoplasme (dc) et formation de grains denses (+). Echelle : 0,3 µm.

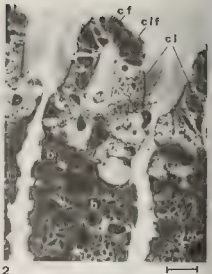
Fig. 5 - Cellule de réserve chez *Lucinella divaricata*. Phagosome (pg), lipide (li), figure d'aspect myelinique (my), glycogène (gly). Echelle : 0,3 µm.

Fig. 6 - Hémocyte dans l'espace lacuneux chez *Loripes lucinalis* : Noyau (n), cytoplasme (cy), globule dense (gd), pseudopodes (ps), bactériocytes (by). Indentations de la membrane plasmique basale (+). Echelle : 0,1 µm.

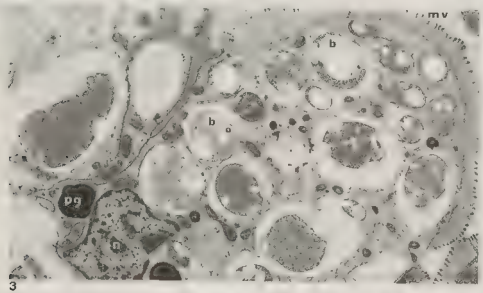
Planche I



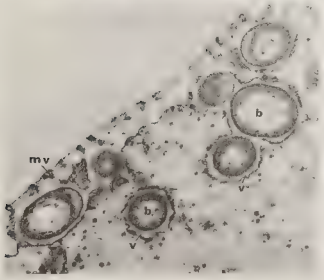
1



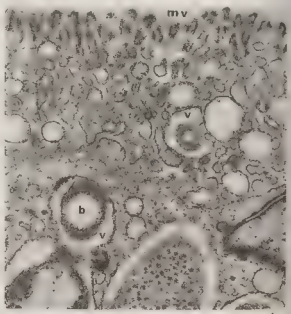
2



3

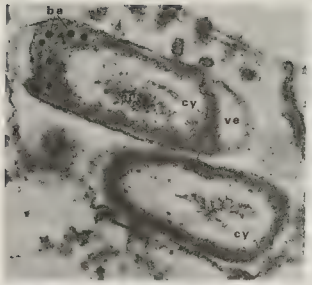


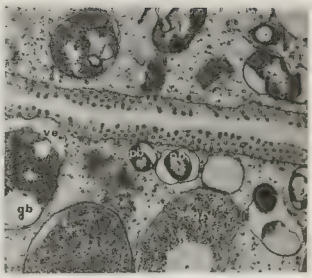
4

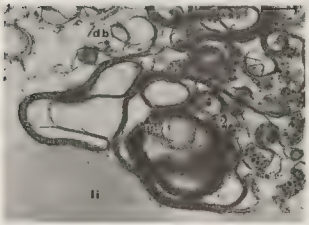


5

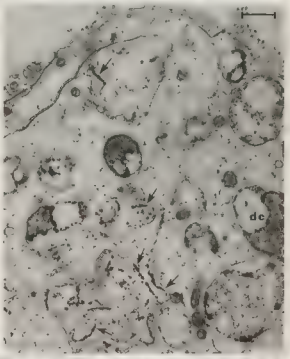
Planche II



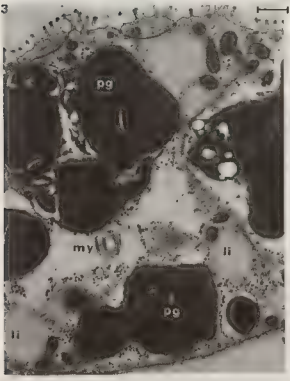




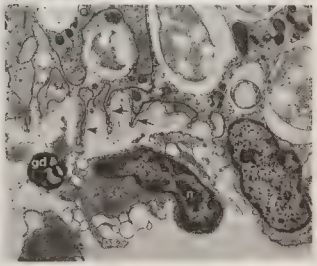
2



3



4



5

6

. Les cellules à microvillosités ont un noyau allongé et un cytoplasme granuleux renfermant des mitochondries. Ces cellules sont de différentes hauteurs et se chevauchent plus ou moins les unes les autres.

. Les bactériocytes sont des cellules volumineuses dont le pôle apical montre de nombreuses et larges microvillosités. Le noyau est en position basale. En raison de la présence de bactéries, les organites cytoplasmiques sont peu nombreux. Ils sont essentiellement représentés par quelques mitochondries périnucléaires (pl. I, 3). La membrane plasmique basale présente de profondes indentations.

Les bactéries sont captées par les bactériocytes et se retrouvent isolées ou groupées par paquets dans des vacuoles d'endocytose (pl. I, 4,5). La taille et leur forme sont variables (tabl. 1). Généralement ovoïdes, elles ont des dimensions allant de 0,3 x 0,6 à 1 µm chez les thyasiridés à 0,3 - 0,7 x 1,7 - 2,4 µm chez les lucinidés. Elles possèdent une double membrane, caractéristique des Gram⁻. Le cytoplasme est finement granuleux. En outre, chez les lucinidés, les bactéries de grande taille ont leur cytoplasme rempli de particules en rosette qui seraient vraisemblablement des substances glucidiques. On observe également des grains denses et des vésicules claires surtout à la périphérie du cytoplasme. Le nucléoïde est de structure filamenteuse (pl. II, 1, 2). Les bactéries sont progressivement dégradées. La lyse semble s'effectuer dans tous les bactériocytes chez les thyasiridés tandis que chez les lucinidés on l'observe surtout dans les cellules de la partie médiane des filaments. Dans tous les cas, elle se traduit pas la formation de globules plus ou moins denses, renfermant de nombreuses figures d'aspect myelinique (pl. II, 3, 4, 5). De nombreux hémocytes, situés au-dessous de la lame basale, sont chargés de matériel dense. Ils présentent de nombreux pseudopodes venant au contact des bactériocytes (pl. II, 6).

DISCUSSION ET CONCLUSION

Chez les lucinacés littoraux, tout comme chez les vésicomyidés et le mytilidé *Bathymodiolus* des milieux réducteurs profonds, la majorité des cellules constituant l'épithélium branchial est adaptée à la vie associative avec des bactéries (Cavanaugh, 1983 ; Felbeck, 1983 ; Le Pennec et Hily, 1984 ; Fiala-Médioni, 1984 ; Fisher et Hand, 1984 ; Giere, 1985 ; Dando et al., 1985, 1986 ; Southward, 1986 ; Le Pennec et al., 1987 ; Herry et Le Pennec, 1987).

Cependant, les zones ciliées de l'épithélium branchial des quatre espèces étudiées, bien que restreintes aux régions frontales et abfrontales, restent fonctionnelles. Comme l'ont déjà signalé certains auteurs (Le Pennec et al., 1987 ; Herry et Le Pennec, 1987), ces cellules ciliées jouent un rôle essentiel dans l'acheminement des particules alimentaires vers la cavité buccale. En effet, ces lucinacés ont un régime alimentaire mixotrophe et leur tractus digestif, bien que réduit, reste capable de digérer les particules nutritives qui y pénètrent (Donval et al., 1987).

Les bactéries, généralement de forme ovoïde, ont des longueurs s'échelonnant entre 1 et 2,4 µm pour un diamètre de 0,3 à 0,7 µm, cependant des dimensions surprenantes allant jusqu'à 9 µm ont été relevées dans la littérature (Dando et al., 1985). Bien qu'elles soient de taille différente chez les lucinidés, il semble que ces bactéries subissent une augmentation de volume et qu'il s'agisse donc d'un même type. La présence simultanée de deux types de bactéries endocellulaires des branchies a été signalée chez certains thyasiridés

Bactéries / Bivalves	- Taille, forme - Nombre par vacuoles	Membrane	Nucléoïde (filaments d'ADN)	Cytoplasme	Vésicules[3]
L.divaricata présente étude	-0,4 x 0,3 µm.Arrondie-1,7 x 1,4 µm.Ovoïde -1	Double:caractéristique des Gram -	Visible:dans les bactéries de petite taille. Masqué:autres bactéries	Granulations fines dans bactérien de petite taille [1]Particules: autres bactéries. Granulations denses périvésiculaires[2]	Observées
L.lucinalis présente étude	-0,7 x 0,7µm.Arrondie 2,0 x 1,5µm.Ovoïde 2,4 x 0,7µm.Allongée -1	id.	Visible:dans les bactéries de petite taille Masqué:autres bactéries	Granulations fines dans bactérien de petite taille [1]Particules: autres bactéries. Granulations denses périvésiculaires[2]	Observées
Kyrtos spinifera Dando P.R. et al, 1985.	-4,5 x 3,5 à 0,4 x 4µm (tailles les plus souvent observées) -8,8 x 9 µm :la plus grande taille. -1	id.	?	Particules irrégulières (ribosomes éciatés ou glycogène) Polyphosphates. Cristaux.	Dépôts de soufre
Lucinoma borealis Dando P.R. et al, 1985. Southward E.C., 1986.	-2-3 x 2-4µm.Arrondie ou légèrement allongée -1	id.	?	Polyphosphates.	Dépôts de soufre
T.flexuosa présente étude [2] Southward E.C. 1986.	-0,5-1 x 0,3µm.Ovoïdes[1]-2 x 0,4 à 0,5 µm. En bâtonnet. - Variable (groupées par paquets).	id.	Visible, en position centrale.	[1] Granulations fines [2] Polyphosphates	[1] Observées [1]Dépôts de soufre
Thyasira sarsi Southward E.C., 1986	-1 x 0,4 à 0,5 µm. En bâtonnet. - Variable (groupées par paquets).	id.	id.	id.	Dépôts de soufre
Thyasira gouldi Southward E.C., 1986.	En bâtonnet?	Structures	sui	préservées	Dépôts de soufre
T. 1 (n.i)§ Southward E.C., 1986.	-1er type:1,1x0,3-0,4 µm.Large, incurvée. 2ème type:0,5-1,1x0,2 µm.En bâtonnet. -Variable:les deux types dans une même vacuole	1er type:double, caractéristique des Gram - 2ème type:rigide, structure membranaire double non observée	1er type:diffus, en position centrale. 2ème type: en masse centrale.	Nombreux ribosomes. Plus dense dans le 1er type. Pas de polyphosphates.	Non observées
T. 2 (n.i)§ Southward E.C. 1986.	-1er type:0,3 x 2 µm. Large, incurvée. 2ème type:0,18 x 1 µm.-En bâtonnet. -Variable:les deux types dans une même vacuole.	id.	id.	id.	Non observées

Tableau I : CARACTERISTIQUES DES BACTERIES ENDOCELLULAIRES BRANCHIALES DE BIVALVES LITTORAUX (EAUX EUROPEENNES)

§ Non identifié
[1] Il n'agit vraisemblablement de réserves carbonées.
(2) Ces granulations sont sans doute les grains de polyphosphate décrits par les auteurs anglais.
[3] Ce sont des structures formées par invagination de la membrane plasmique.

(Southward, 1986) et une espèce de mactridés (Bouvy et al., 1986). Dans le premier cas, elles sont mêlées les unes aux autres tandis que dans le deuxième cas, chaque type est réparti dans des bactériocytes différents.

Les particules observées dans le cytoplasme bactérien sont des réserves carbonées, comme l'ont déjà souligné Dando et al. (1985) et Southward (1986). Les vésicules qui, selon Dando et al. (1985), seraient des sites de dépôt du soufre, ne sont observées que chez les bactéries endocellulaires de branchies au niveau desquelles une activité positive des enzymes du métabolisme soufré a été mesurée. Ces microorganismes oxydent les composés sulfurés et tirent ainsi l'énergie nécessaire à la carboxylation. Le soufre, non toxique, représente une étape dans l'oxydation des sulfures et il peut donc être mis en réserve dans ces vésicules. Par ailleurs, chez certaines espèces de thyasiridés, les bactéries endocellulaires branchiales utiliseraient les composés ammoniaqués (Southward, 1986) alors que chez certains mytilidés le méthane servirait de substrat (Childress et al., 1986). Dans ces deux cas, les extraits branchiaux ont une activité RuBPCase positive.

Après avoir été captées par les bactériocytes, les bactéries des thyasiridés semblent survivre, en l'état, dans les vacuoles d'endocytose, tandis que chez les lucinidés, elles augmentent de volume et accumulent des métabolites carbonés. Cependant, dans tous les cas, les microorganismes sont l'objet d'un processus dégénératif qui évolue jusqu'à leur lyse totale. En effet, il est vraisemblable que les bactériocytes soient équipés d'enzymes lytiques spécifiques intervenant dans la dégradation bactérienne. L'identification, au niveau des branchies, d'hydrolases comme la N-acétylmuramyl-hydrolase, serait un argument permettant de conforter cette hypothèse.

Les lieux de formation et de transfert des métabolites carbonés, issus de la "symbiose" bactéries-bivalves, peuvent être localisés par histoautoradiographie. Les voies d'un tel schéma nutritionnel ont déjà été mises en évidence par cette technique chez *Solemya reidi*, bivalve récolté à 100 m de profondeur près d'émissaires apportant des eaux polluées (Fisner et Childress, 1986). Des résultats identiques ont aussi été obtenus chez le lucinidé littoral *Loripes lucinalis* (Herry et al., non publié).

Le système hémolymphatique est particulièrement développé dans la branchie, ce qui permet aux hémocytes, dont le pouvoir de phagocytose et de stockage est élevé et dont la mobilité est grande, de participer activement à l'épuration de cet organe. Les nombreux replis de la membrane plasmique basale témoignent de l'intensité des échanges entre les bactériocytes et l'espace lacuneux sanguin.

Tous ces lucinacés habitent des milieux réducteurs vaseux ou sablo-vaseux. *T. flexuosa* vit, au port de commerce de Brest, dans une vase fluide riche en matière organique (11,20 % à 5 cm de profondeur), qualifiée de polluée par Hily (1984). Deux autres espèces de bivalves sont également présents : *Abra alba* et *Acanthocardia echinata*. *L. lucinalis* et *L. borealis* se rencontrent dans l'anse du Moulin Blanc (Brest) à proximité d'émissaires rejetant des effluents urbains et industriels (abattoirs). *T. flexuosa* les accompagne ainsi que *Cerastoderma edule* et *Venerupis pullastra*. *L. divaricata*, récoltée à Morgat, vit dans des sables fins envasés où s'entassent et se décomposent des feuilles d'herbier. Ce bivalve cohabite avec *Tellina tenuis*, *Cerastoderma edule* et *Donax trunculus*.

La caractéristique de tous ces biotopes hypoxiques est que, parmi les bivalves, les lucinacés constituent la faune dominante. Leurs densités variables, de 120 à 1 500

individus/m^2 dans les banquettes à *Zostera marina* (Monnat, 1970), sont nettement supérieures à celles des bivalves accompagnateurs qui vont de 1 à 10 individus/m^2. D'autre part, Dando et Southward (1986) signalent que la densité des lucines augmente, si les valeurs de matière organique et des sulfures du sédiment s'élèvent. Or, les études anciennes effectuées par Allen (1958) sur le tractus digestif de ces lucinacés, tout comme celles, récentes, effectuées par Herry et Le Pennec (1987) et Donval et al. (1987), montrent que certaines composantes de cet appareil sont réduites, contrairement à celui des bivalves accompagnateurs. Dans ces conditions, on peut penser que la richesse de la biomasse de ces lucinacés dépend de l'intensité du rôle trophique assuré par la branchie grâce aux bactéries chimioautotrophes.

Cependant, malgré les nombreux résultats obtenus par les chercheurs travaillant sur les bivalves des milieux hypoxiques, plusieurs questions ne sont toujours pas totalement résolues. Ainsi, qu'en est-il des relations exactes existant entre les bactéries et leurs hôtes ? S'agit-il d'une symbiose *sensu stricto* ou plutôt d'une endocytose bactérienne comme cette étude semble montrer ? Quelles sont les parts réelles assurées par le tractus digestif et par la branchie dans les apports de molécules organiques nécessaires aux besoins énergétiques des bivalves ? Existe-t'il, au cours de la vie des bivalves ou au cours des saisons, une évolution ou une modification dans le fonctionnement du tractus digestif et de la branchie ? A quel moment de la vie des bivalves les branchies deviennent-elles capables de capter les bactéries par endocytose ? Il est évident que les réponses à ces interrogations nécessitent que d'autres recherches soient entreprises afin de mieux connaître les mécanismes intimes de ces associations hétérospécifiques et leurs conséquences pour les hôtes et les associés.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Alain Le Mercier (U.B.O., Brest) pour les travaux photographiques et Gérard Sinquin (U.B.O., Brest) pour son aide en microscopie électronique.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLEN, J.A., 1958. On the basic form and adaptations to habitat in the Lucinacea (Eulamellibranchia). Phil. Trans. R. Soc. Lond., B 241 : 421-484.

BERG, J.B., and ALATOLO, P., 1984. Potential of chemosynthesis in molluscan mariculture. Aquaculture, 39 : 165-179.

BOUVY, M., CAHET, G., DE BILLY, F., SOYER, J., SOYER-GOBILLARD, M.O, et THIRIOT-QUIEVREUX C., 1986. Sur la présence de bactéries dans la branchie d'un mollusque bivalve littoral *Spisula subtruncata* (Da Costa) (Mactridae). C.R. Acad. Sc. Paris, 303 : 257-262.

CAVANAUGH, C.M., GARDINER, S., JONES, M., JANNASCH, H., and WATERBURY, J., 1981. Prokaryotic cells in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* Jones : Possible chemoautotrophic symbionts. Science, 213 : 340-342.

CAVANAUGH, C.M., 1983. Symbiotic chemoautotrophic bacteria in marine invertebrates from sulphide-rich habitats. Nature, 302 : 58-61.

CHILDRESS, J.J., FISHER, C.R., BROOKS, J.M., KENNICUTT II, M.C., BIDIGARE, R., et ANDERSON, A.E., 1986. A methanotrophic marine molluscan (Bivalvia, Mytilidae) symbiosis : mussels fueled by gas. Science, 233 : 1306-1308.

DANDO, P.R., SOUTHWARD, A.J., SOUTHWARD, E.C., TERWILLIGER, N.B., et TERWILLIGER, R.C., 1985. Sulphur-oxidising bacteria and haemoglobin in gills of the bivalve mollusc *Myrtea spinifera*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 23 : 85-98.

DANDO, P.R., et SOUTHWARD, A.J., 1986. Chemoautotrophy in bivalve molluscs of the genus Thyasira. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 66 : 915-929.

DANDO, P.R., SOUTHWARD, A.J., et SOUTHWARD, E.C., 1986. Chemoautotrophic symbionts in the gills of the bivalve mollusc *Lucinoma borealis* and the sediment chemistry of its habitat. Proc. R. Soc. Lond. B., 227 : 227-247.

DIOURIS, M., MORAGA, D., LE PENNEC, M., HERRY, A., et DONVAL, A., 1987. Chimioautotrophie et nutrition chez les Lucinacea, bivalves littoraux de milieux réducteurs. I - Activités enzymatiques des bactéries chemoautotrophes associées aux branchies de Lucinacea (mollusques bivalves). Haliotis (sous presse).

DONVAL, A., LE PENNEC, M., HERRY, A., DIOURIS, M., et MORAGA, D., 1987. Les caractéristiques du tube digestif d'un bivalve symbiotique, *Thyasira flexuosa* (Thyasiridae). Haliotis (sous presse).

FELBECK, H., CHILDRESS, J.J., et SOMERO, G.N., 1981. Calvin-Benson cycle and sulphide oxydation enzymes in animals from sulphide-rich habitats. Nature, 293 : 291-293.

FELBECK, H., 1983. Sulfide oxydation and carbon fixation by the gutless clam *Solemya reidi*: an animal-bacteria symbiosis. J. Comp. Physiol., B 152 : 3-11.

FIALA-MEDIONI, A., 1984. Mise en évidence par microscopie électronique à transmission de l'abondance de bactéries symbiotiques dans la branchie de mollusques bivalves de sources hydrothermales profondes. C.R. Acad. Sc. Paris, T. 298, série III, n° 17 : 487-492.

FIALA-MEDIONI, A., et LE PENNEC, M., 1986. Structural adaptations related to the type of nutrition in the deep-sea bivalves of the subduction zones around Japan. Int. Kaiko. Conf. Tokyo and Shimizu : 56-57.

FIALA-MEDIONI, A., METIVIER, C., HERRY, A., et LE PENNEC, M., 1986. Ultrastructure of the gill of the hydrothermal-vent mytilid *Bathymodiolus* sp. Mar. Biol., 92 : 65-72.

FISHER, C.R., et CHILDRESS, J.J., 1986. Translocation of fixed carbon from symbiotic bacteria to host tissues in the gutless bivalve *Solemya reidi*. Mar. Biol., 93 : 59-68.

FISHER, M.R., et HAND, S.C., 1984. Chemoautotrophic symbionts in the bivalve *Lucina floridana* from seagrass beds. Biol. Bull., 167 : 445-459.

GIERE, O., 1985. Structure and position of bacterial endosymbionts in the gill filaments of Lucinidae from Bermuda (Molluscan Bivalvia). Zoomorphology, 105 : 296-301.

HERRY, A., et LE PENNEC, M., 1987. Endosymbiotic bacteria in the gills of the littoral bivalve molluscs *Thyasira flexuosa* (Thyasiridae) and *Lucinella divaricata* (Lucinidae). Symbiosis, 4 : 25-36.

HILY, C., 1984. Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hyper-trophiques de la rade de Brest. Thèse d'Etat, U.B.O.

LE PENNEC, M., et HILY, A., 1984. Anatomie, structure et ultrastructure de la branchie d'un Mytilidae des sites hydrothermaux du Pacifique oriental. Oceanol. Acta, 7 : 517-523.

LE PENNEC, M., et FIALA-MEDIONI, A., 1986. Nutritional and reproductive strategies in the deep sea bivalves of the subduction zone of Japan. Int. Kaïko Conf. Tokyo and Shimizu : 54-55.

LE PENNEC, M., HERRY, A., DIOURIS, M., MORAGA, D., et DONVAL, A., 1987. Chemoautotrophie bactérienne chez le mollusque bivalve littoral *Lucinella divaricata* (Linné). C.R. Acad. Sc. Paris, T. 305, Série III : 1-5.

MONNAT, J.Y., 1970. Introduction à l'étude de la reproduction chez *Lucinoma borealis* (Linné) Bivalvia, Lucinacea. Thèse 3e cycle, Fac. Sc. Brest : 1-82.

SCHWEIMANNS, M., et FELBECK, H., 1985. Significance of the occurrence of chemoautotrophic bacterial endosymbionts in lucinid clams from Bermuda. Mar. Ecol. Prog. Ser. 24 : 113-120.

SOUTHWARD, E.C., 1986. Gill symbionts in thyasirids and other bivalve molluscs. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 66 : 889-914.

HALIOTIS, 18 (1988) : 219-230.

CONSOMMATION EN EAU PAR VOIE DIGESTIVE CHEZ *HELIX ASPERSA* MULLER (MOLLUSQUE GASTEROPODE STYLOMMATOPHORE) EN FONCTION DE LA TEMPERATURE ET DE L'HUMIDITE RELATIVE.

par

Dominique KLEIN

Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie (L.A. INRA)
Université de RENNES I, Campus de Beaulieu
Avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES-CEDEX.

ABSTRACT : ORALLY WATER ABSORPTION THROUGH DIGESTIVE SYSTEM IN *HELIX ASPERSA* MULLER IN ACCORDING TO TEMPERATURE AND RELATIVE HUMIDITY.

Pulmonate Gastropod Molluscs have a permeable tegument. So they have to absorb or reject water in according to environnemenal conditions to maintain their hydrous balance at a optimal level. Mary anthors working about molluscs observe that hydrous absorption is essentially corporal. Consequently only a few analyses have done on mollusc's orally water taking's behaviour Now allong our study about the snail *Helix aspersa* Müller, we have noticed the following points :

1. *Helix aspersa* absorbs water orally through its digestive system.
2. He need to drink even if relative humidity is high.
3. The mollusc regularises its hydrous nutrition in according to temperature and relative humidity of experimental boxes.
4. Orally water taking's behaviour is different in according to maturity of *Helix aspersa*.

KEY WORDS : Hydric consommation. Thermohygrometry. *Helix aspersa*.

RESUME : Les Mollusques Gastéropodes Pulmonés ont un tégument perméable. Ainsi doivent-ils absorber ou rejeter de l'eau en fonction des conditions environnementales pour maintenir leur balance hydrique au niveau optimal. Beaucoup d'auteurs travaillant sur les Mollusques observent que l'absorption hydrique est essentiellement corporelle. De ce fait, peu d'analyses ont été menées sur le comportement de prise de boisson par voie buccale. Or, au cours de notre étude sur l'escargot *Helix aspersa* Müller, nous avons noté les points suivants :

1. *Helix aspersa* absorbe de l'eau par voie digestive.
2. Il a besoin de boire même si l'humidité relative est élevée.
3. Le Mollusque régule sa nutrition hydrique selon la température et l'humidité de nos enceintes expérimentales.
4. Le comportement de prise de boisson est différent selon la maturité de l'escargot.

MOTS-CLES : Consommation hydrique. Thermohygrométrie. *Helix aspersa*.

INTRODUCTION.

Les Pulmonés terrestres perdent facilement de l'eau par leur tégument perméable. Aussi doivent-ils sans cesse moduler leur prise de boisson pour maintenir leur balance hydrique au niveau optimal. Pour DAINTON (1954) et PRIOR (1984), l'absorption hydrique chez les limaces est essentiellement corporelle. L'ingestion d'eau par voie buccale ne se ferait que par l'intermédiaire de la nourriture. Par contre, BONAVITA a constaté que *Leuchochroa candidissima* buvait enormément. En fait peu de travaux ont été effectués sur le comportement de prise de boisson chez les Mollusques. Nous nous sommes donc proposée d'étudier ce phénomène chez l'escargot Petit-gris *Helix aspersa* jeune et adulte en fonction des conditions thermohygrométriques.

MATERIEL ET METHODES.

1. Matériel biologique.

Les escargots adultes ont été récoltés dans la région de RENNES, au mois de mars et ont été aussitôt mis en élevage sous conditions climatiques contrôlées. Les juveniles experimentés en sont issus. Ils sont donc nés au laboratoire et y ont été élevés.

2. Enceintes d'élevage.

Pour l'étude de l'influence de la température, nous avons utilisé des boites plastifiées recouvertes d'un grillage. Les juvéniles sont placés dans des boites identiques à celles des adultes (Fig.1) mais de dimensions plus petites (28 x 16).

Pour l'étude de l'influence de l'humidité relative, nous avons utilisé des boites hermétiques en plexiglas munies d'un faux plancher permettant d'introduire une solution de soude (Fig.2) . Cette solution de soude, utilisée à des concentrations différentes nous donne l'humidité relative désirée. Cette méthode préconisée par SALOMON (1951) et WADGE (1961) , utilisée avec succès par LAZARIDOU-DIMITRIADOU (1978) et CHARRIER (1980), a l'avantage supplémentaire d'absorber le gaz carbonique rejeté par les animaux.

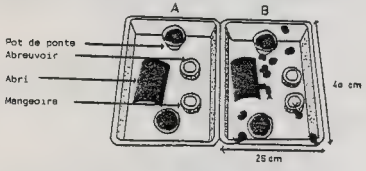


Fig. 1 - Enceintes d'élevage utilisées pour l'étude de l'influence de la température sur la consommation alimentaire et hydrique chez *Helix aspersa*, adulte. A : boite témoin ; B : boite expérimentale.

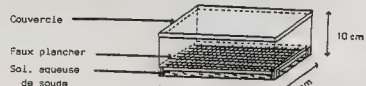


Fig. 2 - Enceintes d'élevage utilisées pour l'étude de l'influence de l'hygrométrie sur la consommation alimentaire et hydrique chez *Helix aspersa*.

Dans chaque boite expérimentale sont disposés un abri, un mangeoire et un abreuvoir. Les adultes étant en période de reproduction, nous leur avons rajouté deux pots de ponte.

3. Conditions d'élevage.

Pendant toute la durée des expériences, la photopériode est maintenue constante. Elle est de 16 heures de photophase et 8 heures de scotophase pour les adultes et de 8 heures de photophase et 16 heures de scotophase pour les juvéniles.

Pour l'étude de l'influence de la température, les adultes sont répartis dans 3 boites identiques à raison de 15 individus par boite. L'humidité relative est de 80 ± 5 %. Pour l'étude de l'influence de l'hygrométrie, les adultes sont répartis dans 6 boites identiques à raison de 7 individus par boite. La température est de 20 ± 2°C.

Pour les deux séries d'expérience, les jeunes sont répartis en charge biotique égale (le poids individuel étant très variable) dans 3 boites identiques à raison de 15 g par boite. Les conditions thermohygrométriques sont les mêmes que celles des adultes.

Par ailleurs, les boites expérimentales sont déplacées chaque jour. Ces précautions permettent de minimiser l'effet de la boite et de son environnement immédiat sur l'activité des escargots. Les Mollusques qu'ils soient jeunes ou adultes ont séjourné pendant 3 mois dans nos salles d'élevage avant d'être expérimentés. Ils sont alors conditionnés aux différentes combinaisons thermohygrométriques pendant 15 jours. Ce temps d'adaptation écoulé, nous avons pu commencer nos mesures.

4. Mesures effectuées.

a) Croissance pondérale.

Au début et à la fin de l'expérience, les juvéniles sont pesés individuellement. Ceci nous permet de connaître l'évolution de la croissance quantifiée par le taux de croissance préconisé par CREESE et UNDERWOOD.

$$r = \frac{\text{Log}\,(P_2/P_1)}{t}$$

P_1 = Poids initial (g)

P_2 = Poids final (g)

t = Durée de l'expérience (jour)

b) Consommation et assimilation en aliment.

Chaque jour, pendant une semaine, une quantité connue, toujours excessive d'aliment composé est donnée aux escargots et les restes de la veille sont récupérés. De même, les fécès sont récoltées chaque jour, pesées et desséchées sous vide et repesées. Ceci nous permet de connaître les quantités d'aliment consommées et assimilées qui sont exprimées en mg par gramme d'animal frais et par jour.

c) Consommation et rejet en eau.

Chaque jour, une quantité connue d'eau est placée dans l'abreuvoir après avoir récupéré l'eau de la veille. Ceci nous permet de calculer la quantité d'eau consommée directement. Mais les mesures antérieures nous permettent de connaître également la quantité d'eau consommée indirectement par l'intermédiaire de la nourriture hydratée. La quantité totale d'eau consommée est exprimée en ml par gramme d'animal frais et par jour. Par ailleurs, la connaissance du poids frais et du poids sec des fécès nous donne la quantité d'eau rejetée par son intermédiaire. Elle est exprimée en pourcentage de rejets par rapport à la quantité d'eau consommée.

d) Corrections apportées aux calculs.

Une partie de l'eau placés dans l'abreuvoir s'évapore au cours de la journée. Par ailleurs, l'aliment composé (hydratation initiale de 2 %) s'hydrate ou se déshydrate au cours des 24h selon les conditions climatiques. Il a donc été nécessaire de placer une boite témoin identique aux boites expérimentales (Fig. 1 A) dans les mêmes conditions d'élevage pour connaître la quantité d'eau évaporée et l'hydratation finale de l'aliment. Cela nous a permis de corriger nos calculs pour qu'ils soient le plus proche possible de la réalité.

D'autre part, les premières fécès récoltées peuvent provenir d'aliment ingéré la veille puisque la digestion dure plus de 24 h. Nous avons donc nourri nos animaux avec de la carotte avant et après nos mesures. Cet indicateur, en colorant nos fécès en rouge nous donne la certitude que les rejets récupérés correspondent bien à notre expérience.

Enfin, ignorant la durée du transit hydrique dans le tractus digestif, nous avons été amené à faire une approximation du rejet en eau journalier à partir du rejet global de la semaine.

RESULTATS.

1. Mise en évidence de l'activité de prise de boisson dans l'abreuvoir.

Une observation quotidienne de l'activité des escargots a permis de constater que ceux-ci se dirigaient régulièrement ves l'abreuvoir, y stationnaient pendant un temps variable puis s'en éloignaient. L'abreuvoir est muni d'un large bord ne permettant pas au Mollusque d'y introduire sa sole pédieuse. Seule la partie céphalique plonge dans l'eau (Fig. 3). Les mouvements buccaux que nous observons alors nous amènent à penser que l'escargot boit. Pour s'en assurer, nous avons pesé les individus testés avant et après leur passage à l'abreuvoir et nous avons coloré l'eau au bleu de dextram. L'augmentation du poids et la présence du colorant dans le tractus digestif disséqué nous confirment que les escargots se sont effectivement hydratés.

Fig.3 - Schéma montrant un escargot s'hydratant par voie digestive.

2. Influence de la température sur les activités de nutrition alimentaire et hydrique.

Une étude préalable de l'activité des escargots *Helix aspersa* a permis d'observer que celle-ci s'annulait pour des températures inférieures à 10°C et supérieures à 30°C. Dans les deux cas, les Mollusques sont complètement rétractés dans leur coquille et collés aux parois. Aussi, nos expériences ont-elles porté sur 5 températures situées entre ces deux extrêmes : 10°C - 15°C - 20°C - 25°C - 30°C.

a) Cas des jeunes.

L'observation de la courbe de consommation et d'assimilation en aliment (Fig. 4) montre très nettement que l'escargot Petit-gris , juvénile, est très perturbé lorsque la température de l'enceinte d'élevage est inférieure à 20°C. Son activité locomotrice est elle-même très réduite. Mais lorsque l'on atteint la température de 20°C, l'activité devient intense et la consommation en aliment est maximale. Au-delà de cette température, l'activité nutritionnelle diminue régulièrement.

Le calcul de la croissance pondérale confirme ces résultats. (Tabl. 1).

Température (°C)	r x 10^{-4}
10	- 3,42
15	- 3,40
20	+ 9,46
25	+ 3,84
30	+ 0,46

Tableau 1 - Influence de la température sur la croissance pondérale de l'escargot, juvénile.

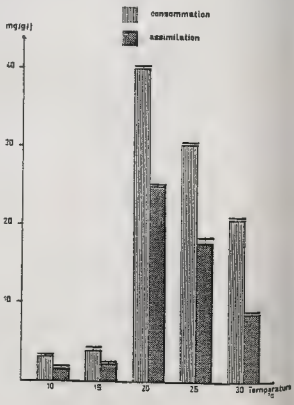


Fig. 4 - Influence de la température sur la consommation et l'assimilation en aliment chez l'escargot, juvénile.

A la température de 20°C, la croissance est maximale. En deçà de cette température, elle est négative, au-delà, elle est positive, mais faible. La prise de boisson se déroule de façon tout à fait différente de la prise alimentaire, la quantité d'eau avalée augmentant régulièrement avec la température (Fig. 5 : r = 0,99).

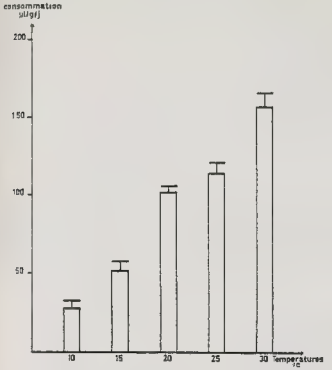


Fig. 5 - Influence de la température sur la consommation en eau chez l'escargot, juvénile.

Parallèlement, les rejets en eau par l'intermédiaire des fèces augmentent avec la température jusqu'à 20°C puis ont tendance à être freinés au-delà de cette température (Fig. 6).

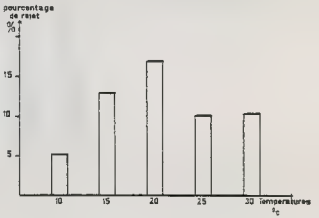


Fig. 6 - Influence de la température sur les rejets en eau chez l'escargot, juvénile.

La comparaison des courbes de consommation alimentaire et hydrique ne met aucune corrélation en évidence. Ces deux activités sont donc indépendantes.

b) Cas des adultes.

Le maximum de consommation et d'assimilation en aliment se situe également à 20°C (Fig.7) Mais l'escargot *Helix aspersa*, adulte, adulte semble moins stressé que le juvénile aux faibles températures puisque la prise alimentaire y est importante et augmente régulièrement avec la température. Par contre, au delà de 20°C, la consommation s'affaiblit et chute à 30°C. Ses températures élevées semblent donc plus défavorables à l'activité de l'escargot, adulte.

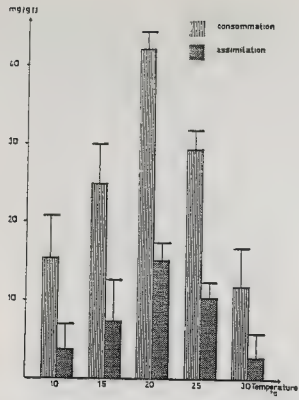


Fig. 7 - Influence de la température sur la consommation et l'assimilation en aliment chez l'escargot, adulte.

La courbe de consommation en eau est très différente de celle des juvéniles (Fig. 8). La quantité d'eau consommée aux faibles températures est beaucoup plus importante. Elle est maximale à 20°C puis diminue et devient minimale à 30°C.

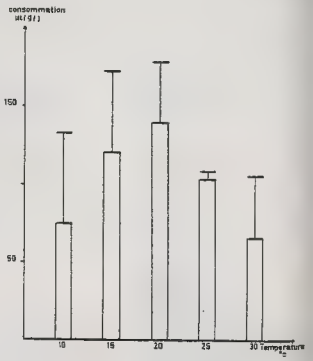


Fig. 8 - Influence de la température sur la consommation en eau chez l'escargot, adulte.

Les rejets en eau par l'intermédiaire des fécès sont équivalents à toutes les températures sauf à 30°C où ils sont beaucoup plus faibles (Fig. 9).

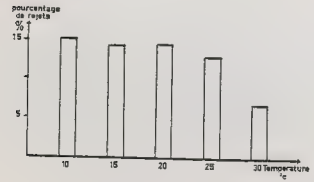


Fig. 9 - Influence de la température sur les rejets en eau chez l'escargot, adulte.

Les courbes de consommation alimentaire et hydrique présentent le même aspect mais nous n'observons aucune corrélation entre elles.

3. Influence de l'humidité relative sur les activités de nutrition alimentaire et hydrique.

Une étude préalable de l'activité globale des escargots Petits-gris, jeune et adulte, a montré qu'à une humidité inférieure à 60 %, ils étaient complètement inactifs. Nous avons donc expérimenté à 5 humidités relatives supérieures ou égales à ce seuil : 60 % - 70 % - 80 % - 90 % - 100 %.

a) Cas des jeunes.

L'humidité relative dans l'enceinte d'élevage semble avoir peu d'influence sur la consommation en aliment chez le juvénile (Fig. 10). Nous n'observons en effet aucune différence significative dans la quantité d'aliment ingérée. Toutefois, le taux d'assimilation semble meilleur à 80 et 100 % d'humidité. Or, la croissance pondérale optimale à 80 % est beaucoup plus faible à 100 % (Tabl. II).

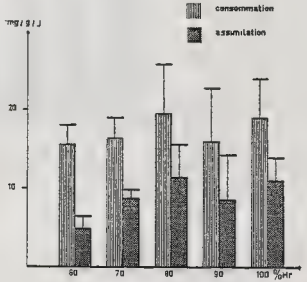


Fig. 10 - Influence de l'humidité relative sur la consommation et assimilation en aliment chez l'escargot Petit-gris, juvénile.

Tableau II

Influence de l'humidité relative sur la croissance pondérale des escargots petits-gris, juvénile.

Humidité relative en %	r x 10^4
60	-0,37
70	-0,21
80	+3,19
90	-2,84
100	+0,98

Ce tableau montre que le juvénile supporte mieux les fortes humidités que les faibles.

L'activité de nutrition hydrique est étroitement liée à l'humidité de l'enceinte, car elle décroît régulièrement (r = 0,99) (Fig. 11).

A l'inverse, les rejets en eau augmentent avec l'hygrométrie. On observe un pic très net à saturation hydrique Fig. 12). Sa comparaison entre les courbes de consommation alimentaire et hydrique ne montre aucune relation entre ces deux activités.

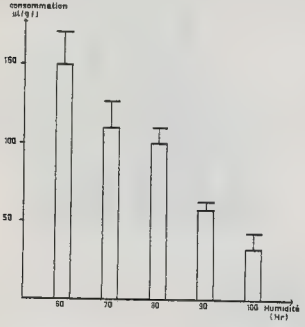


Fig. 11 - Influence de l'humidité relative sur la consommation en eau chez l'escargot juvénile.

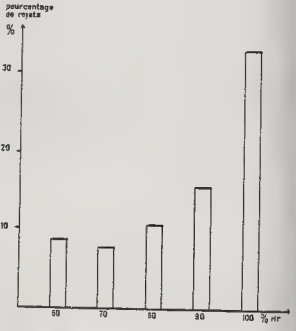


Fig. 12 -Influence de l'hygrométrie sur les rejets en eau chez l'escargot, juvénile.

b) Cas des adultes.

Les meilleurs taux d'assimilation de l'aliment se situent à 80 % et surtout à 100% d'humidité (Fig. 13). On peut donc penser qu'une atmosphère saturée soit favorable à l'activité d'*Helix aspersa*, adulte. Or, le taux de mortalité y est très élevé : il est de 30 % au bout de 15 jours et atteint les 100 % au bout de 2 mois. Par contre, à 80 %, on enregistre la plus faible mortalité (4,2 % au bout de 2 mois).

L'activité de nutrition hydrique est très différente de celle des juvéniles. L'ingestion d'eau est maximale à 60 % d'humidité, puis diminue et atteint son niveau minimal à 80 %. Au delà de ce taux, la consommation a tendance à réaugmenter et est très élevée à saturation hydrique (Fig. 14).

Les rejets en eau par l'intermédiaire des fèces augmentent régulièrement. On n'observe pas de pic à 100 % comme chez les juvéniles (Fig. 15). Chez l'adulte, comme chez le juvénile, il n'existe aucune relation entre la consommation en aliment et la consommation en eau.

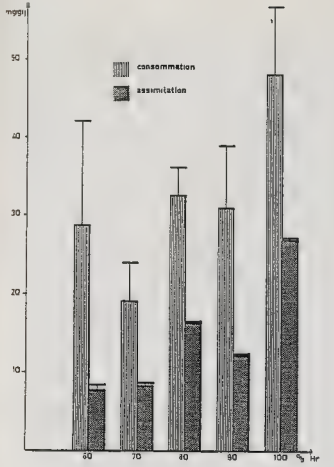


Fig. 13 - Influence de l'humidité relative sur la consommation et l'assimilation en aliment chez l'escargot, adulte.

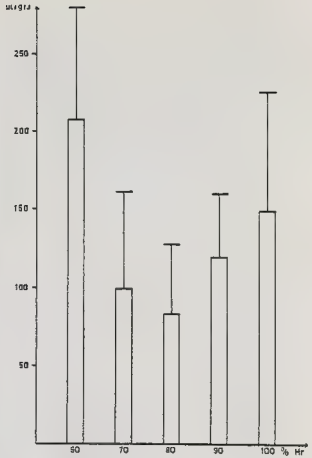


Fig. 14 - Influence de l'humidité relative sur la consommation en eau chez l'escargot, adulte.

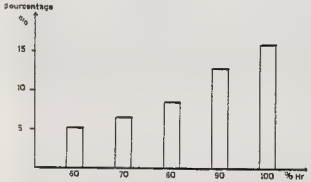


Fig. 15 - Influence de l'humidité relative (Hr) sur les rejets en eau chez l'escargot, adulte.

DISCUSSION - CONCLUSION.

Quel que soit son âge, *Helix aspersa* consomme de l'eau par voie digestive. Cette consommation est toujours excessive et suivie d'un rejet du surplus par l'intermédiaire des fèces. Une observation analogue a été faite par BONAVITA chez *Leuchochroa candidissima*. Ce manque de précision est possible chez les Mollusques qui tolèrent des variations de la balance hydrique. En général, le pourcentage des rejets hydriques est plus important chez le juvénile, ce qui signifierait que sa dynamique hydrique est moins précise que celle de l'adulte. Par contre, la quantité d'eau consommée quotidiennement est moins variable chez le juvénile que chez l'adulte, les écarts-types des diagrammes de consommation étant en effet moins importants. Un apport hydrique régulier s'avère donc nécessaire pour une bonne évolution de la croissance.

La comparaison des activités de consommations alimentaire et hydrique a montré que celles-ci n'étaient pas corrélées entre elles. La prise de boisson se fait donc indépendamment de la prise de nourriture. De plus, une étude quantitative de la consommation hydrique quotidienne a révélé que la quantité d'eau consommée par l'intermédiaire de l'aliment est tout à fait négligeable par rapport à la quantité d'eau consommée directement dans l'abreuvoir. Ces résultats vont à l'encontre de ceux de DAINTON (1954) et PRIOR (1984) qui considèrent que l'ingestion d'eau par voie orale ne se fait que par l'intermédiaire de la nourriture.

Les changements thermiques ont des incidences différentes selon l'âge de l'escargot. Les juvéniles sont plus affectés par les températures basses que les adultes. Leur activité nutritionnelle y est réduite. A des températures élevées, supérieures à 20°C, le juvénile très sensible à l'évapotranspiration, semble compenser ses pertes hydriques en consommant énormément d'eau et en en rejetant peu. A l'inverse, les adultes ont une mauvaise régulation hydrique à des températures élevées. La consommation en eau est faible alors que les rejets demeurent importants (sauf à 30°C), mais il faut souligner que l'adulte redoute moins la déshydratation que le juvénile du fait de la plus grande épaisseur de sa coquille qui le protège efficacement de l'évapotranspiration. De plus à 30°C, certains individus sont totalement inactifs et secrètent un voile. Cela explique les faibles consommations alimentaire et hydrique observées à cette température. Les juvéniles, par contre, restent totalement actifs à 30°C , ce qui accroît leur vitesse de déshydratation. Mais quel que soit l'âge, l'activité nutritionnelle est maximale à 20°C, température correspondant également à une croissance et une balance hydrique optimales.

Les variations hygrométriques auxquelles sont soumis les escargots les affectent différemment selon leur maturité. A des humidités inférieures à 80 %, *Helix aspersa* quel que soit son âge, lutte contre la déshydratation, en absorbant énormément d'eau et en en rejetant peu. Par contre, pour des taux d'hygrométrie supérieurs à 80 %, la régulation hydrique semble plus difficile à assurer. Le juvénile évite la surhydratation en limitant sa consommation en eau et en augmentant les rejets. De ce fait, son activité n'est pas modifiée. L'adulte, par contre, semble incapable d'adapter sa prise de boisson. A 100 % d'humidité, il consomme beaucoup d'eau et ne compense pas cet apport excessif par un rejet important. Son activité est profondément altérée. En effet, le rythme journalier de l'individu normal avec alternance d'une période de repos et d'une période d'activité n'apparaît plus. La surhydratation empêche le Mollusque de se retracter complètement dans sa coquille. Il arrive même

que l'animal entier s'en détache. Cela aboutit à une mort certaine si le traitement se prolonge.

Hormis ce cas extrême, ces expériences ont permis de montrer que l'escargot Petit-gris, *Helix aspersa*, grâce à une bonne régulation hydrique, pouvait tolérer de grandes variations thermohygrométriques sans que son activité en soit altérée. Cependant, une étude menée parallèlement sur les variations de la teneur en eau d'*Helix aspersa* soumis aux mêmes variations climatiques a révélé que le juvénile se déshydratait malgré tout de façon significative aux faibles humidités et aux fortes températures/ Chez l'adulte, la teneur en eau se maintient à un niveau optimal sur une gamme de température et d'hygrométrie plus étendue. Ce dernier semble davantage souffrir de la surhydratation.

Cette grande capacité de tolérance aux changements climatiques n'est possible que lorsque les animaux ont de l'eau à leur disposition. En effet, les escargots privés d'abreuvoir se déshydratent même si l'humidité de l'enceinte expérimentale est élevée. Ce phénomène s'observe également chez les individus nourris de laitue beaucoup plus hydratée que l'aliment composé habituellement utilisé.

L'escargot *Helix aspersa* n'adapte pas seulement sa prise de boisson en fonction des conditions environnementales. Des expériences antérieures ont, en effet, révélées que le Mollusque la régulait également, en fonction de son activité physiologique. Ainsi, la consommation en eau, très élevée chez le nouveau-né, diminue au cours de la croissance pour se stabiliser à la maturité. A ce stade, la consommation est alors étroitement liée à l'activite reproductrice.

Il faut souligner, qu'à cette ingestion d'eau par voie buccale, est associée une absorption par voie corporelle qui est très importante chez les Mollusques. Nous ignorons dans quelle proportion la prise de boisson par voie digestive participe à la dynamique hydrique totale.

Récemment NEUCKEL (1985) a émis l'hypothèse de l'existence d'une possibilité supplémentaire pour les Mollusques de s'hydrater au moment de l'émergence. Travaillant sur plusieurs espèces de Mollusques éveillés artificiellement d'une courte période d'estivation, il a en effet observé une entrée rapide d'eau par le pneunostome et l'anus qui est ensuite convoyée dans le tractus digestif grâce à une pompe rectale. Ce phénomène se déroulerait avant l'absorption d'eau par voie digestive et corporelle lorsque l'animal est encore retracté dans sa coquille.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

BONAVITA, J., 1972. Elements pour une monographie écologique et biologique du Gastéropode terrestre : Leuchochroa candidissima. Doct. d'Etat ès Sci. nat.

CHARRIER, M., 1980. Contribution à la biologie et à l'écophysiologie de l'escargot Petit-gris (Helix aspersa Müller). Doct. 3ème cycle, Université de RENNES I, 330 p.

DAINTON, ., 1954. The activity of slugs. I. The introduction of activity by changing temperatures. J. Exp. Biol.,31 : 165-187.

KLEIN-ROLLAIS, D., 1982. Contribution à l'étude des variations de la teneur hydrique et de la consommation en eau chez Helix aspersa Müller. D.E.A., Université de RENNES I, Option Ecologie, 40 p.

KLEIN-ROLLAIS, D. and J. DACUZAN, 1988. Oral water consumption in Helix aspersa Müller (Gastropod Mollusc : Stylommatophora) according to age, reproductive activity and food supply. Comp. Biochem. Physiol., vol. 89 A, n°3, pp. 351-357.

LAZARIDOU-DIMITRIADOU, M., 1978. Contribution a l'écophysiologie d'un Gastéropode Pulmoné dunicole Euparypha pisana Müller, du littoral armoricain. Thèse de Doct. de 3ème cycle Université de RENNES I. 280 pages.

MADGE, D.S., 1964. The control of relative humidity with aqueous solutions of sodium hydroxide. Ent. exp. et appl., 4 : 143-147.

NEUCKEL, W., 1985. Anal uptake of water in terrestrial pulmonate snails. J. Comp. physiol. B. Biochem. Syst. environ. Physiol., DEU. 156, n°2 : 291-296.

PRIOR, D., 1984. Analysis of contact rehydration in terrestrial gastropods : osmotic control of drinking behaviour. J. exp. Biol., GBR, 111 : 63-73.

SALOMON, M.E., 1951. Control of humidity with KOH, H_2SO_4 and other solutions. Bull. Ent. Res., 42 : 543-559.

HALIOTIS, 18 (1988) : 231-237.

INDUCTION DE LA METAMORPHOSE DU LAMBI, *STROMBUS GIGAS* (MOLLUSQUE, GASTEROPODE), PAR UNE ALGUE ROUGE *LAURENTIA SP.*

par

Luis RODRIGUEZ GIL*, Jogi OGAWA**, Dalila ALDANA ARANDA**, Marcel LE PENNEC***

*Instituto Tecnologico de Mérida.km. 5 Carretera a Progreso. 978 Mérida. Mexique

**CINVESTAV IPN Mérida, A.P. 73 Cordemex, C.P. 97610, Mérida, Mexique

***Laboratoire de Zoologie, Université de Bretagne Occidentale, 29287 Brest, France

ABSTRACT : INDUCTION OF METAMORPHOSIS OF *STROMBUS GIGAS* (Mollusc, Gasteropode) BY A RED ALGA *LAURENTIA SP.*

Conch larvae fed with the unicellular alga *Isochrysis galbana* were raised in the laboratory at a temperature of 30 ± 0,4°C and a salinity of 37,8 ± 0,2°/$_{oo}$. Competent larvae for metamorphosis were separated into four distinct groups in circulating sea water aquaria (4 l/min). Each group was then exposed to the red alga *Laurentia sp.* under the following conditions : group 1, fresh algae ; group 2, frozen algae ; group 3, freeze-dried algae ; group 4, no *Laurentia sp.* (control).

Observations over a two day period allowed the determination of the time period necessary for passage from pelagic to benthic phase, and for metamorphosis (resorption of velum). Passage times were shortest for groups 2 and 3. Group 4 larvae (no algae) do not metamorphose, whereas groups 1, 2 and 3 show percentages of metamorphosis of 100, 10 and 60, respectively.

It is thus possible to conclude that the presence of the red alga *Laurentia sp.* results in a decrease in the time required for passage from pelagic to benthic phase, and seems to be necessary for the induction of metamorphosis.

RESUME :

Des larves de lambis nourries par l'algue unicellulaire *Isochrysis galbana* ont été élevées au laboratoire à une température de 30°C ± 0,4°C et à une salinité de 37,8 ± 0,2°/$_{oo}$. Les larves prêtes à la métamorphose ont ensuite été séparées en quatre lots distincts et mises dans des bacs en eau de mer circulante (4 l/mn.) Chacun de ces lots a été mis en présence d'algue rouge *Laurentia sp.* de la manière suivante : lot 1 (algue fraîche) ; lot 2 (algue congelée) ; lot 3 (algue lyophylisée) et lot 4 (témoin sans algue).

Les observations réalisées sur deux jours ont permis de déterminer, à partir de la mise en contact des larves avec l'algue rouge, la durée nécessaire pour le passage de la vie pélagique à la vie benthique (lorsque les larves cessent de nager) et la résorption du velum. Les résultats obtenus montrent d'une part que les temps de passage à la vie benthique sont les plus courts pour les lots 2 (algue congelée) et 3 (algue lyophilisée), d'autre part, que les larves du lot 4 (sans algue) n'arrivent jamais à se métamorphoser tandis que pour les lots 1, 2 et 3, il est possible d'observer des taux de métamorphose qui sont respectivement de 100 %, 10 % et 60 %.

Il est alors possible de conclure que la présence de l'algue rouge entraîne une diminution significative du temps de passage de la vie pélagique à la vie benthique et apparaît nécessaire pour l'induction de la métamorphose.

Mots-clés : Induction, Métamorphose, Larve, *Strombus gigas*

Key-words : Induction, Metamorphosis, Larva, *Strombus gigas*

INTRODUCTION

Le lambi, *Strombus gigas* , est un gastéropode d'intérêt commercial, dans toute la région des Caraïbes où il constitue une source de protéines importante tandis que sa coquille est utilisée par l'artisanat (Berg, 1976 ; Brownell et Stevely, 1981 ; De La Torre, 1982). Au Mexique, la pêche de ce mollusque occupe la deuxième place après celle de la langouste (Brownell, 1977). On considère que les risques de surexploitation de cette ressource naturelle pourraient être compensés par une production massive de naissain de lambis en écloserie. Mais, chez cette espèce, comme chez la plupart des mollusques, la métamorphose larvaire proprement dite, ainsi que sa durée, constituent une phase critique qui est la principale difficulté à surmonter pour aboutir à une production massive de postlarves.

Des recherches ont été tentées en laboratoire pour trouver une substance susceptible d'induire et d'accélérer le passage de la vie pélagique à la vie benthique. C'est ainsi que des extraits d'algue rouge *Laurentia obtusata* ont été utilisés par Sidall (1983) et que *Laurentia poilei* et *Gracilaria tikvahiae* ont été testées par Davis et al. (1985). Ces auteurs montrent que les résultats les plus satisfaisants ont été obtenus par *Laurentia poilei*.

Le but de ce travail est premièrement, de déterminer et de décrire les principales caractéristiques morphologiques des larves pouvant être utilisées comme indicateurs du passage de la vie pélagique à la vie benthique, deuxièmement, de voir si l'algue rouge *Laurentia sp.*, administrée sous des états différents, peut induire et faciliter le passage de la vie pélagique à la vie benthique.

MATERIEL ET METHODES

La réalisation de l'élevage larvaire du lambi nécessite tout d'abord une recherche des géniteurs et le prélèvement de leur ponte, puis au laboratoire l'incubation des oeufs jusqu'à l'éclosion, l'élevage larvaire jusqu'à la métamorphose et enfin l'élevage des postlarves.

Sur les côtes du Yucatan (Mexique), les pontes sont récupérées par plongée sous-marine, en suivant les conseils de Brownell (1977), à une profondeur moyenne de 20 mètres. Chaque ponte récupérée est placée dans un sac de plastique, ramenée en surface et conservée dans une glacière remplie d'eau de mer, pour éviter une éventuelle augmentation de la température en cours du transport. Au laboratoire, les oeufs sont débarrassés de l'épifaune, de l'épiflore et du sable. Ces derniers sont ensuite placés dans un bac d'incubation en circuit fermé à une température de 30°C et une salinité de 37°/$_{oo}$.

Les larves présentant les aspects morphologiques caractéristiques d'un individu prêt à la métamorphose (Figure 1) ont été placées dans des paniers de maille de 500 µm. Ceux-ci sont disposés dans les bacs d'un circuit fermé (Figure 2).

Pour l'expérimentation, les larves ont été séparées en quatre lots doubles (huit paniers), chaque lot de 2 paniers ayant été répartis dans quatre systèmes de recirculation séparés (Figure 2). Trois de ces lots ont alors été mis en contact avec l'algue rouge (*Laurentia sp.*) (10 gr en poids frais, par panier) préparée suivant les cas : sous forme fraîche congelée ou lyophilisée. Le quatrième lot (lot témoin) n'a jamais été mis en présence de l'algue.

La lyophilisation de *Laurentia sp.* a été réalisée à - 40°C, à l'aide d'un lyophilisateur Edourds, modèle EF4, série 1848. Pour la forme congelée, l'algue a été maintenue

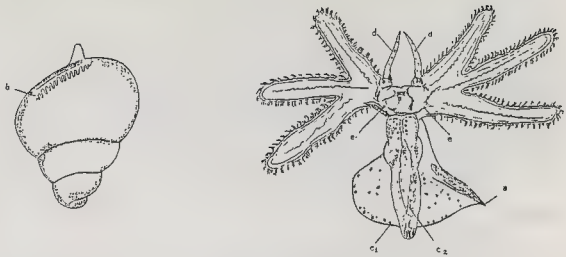


Figure 1 : Caractéristiques morpnologiques des larves prêtes au passage de la vie pélagique à la vie benthique.
A. Vue de la larve dans sa coquille. B. Vue ventrale de la larve hors de la coquille. a. Opercule. b. Branchie. c. Pigments de couleur verte sur le corps (C_1) et sur le pied (C_2). d. Pigments de couleur blanche sur les tentacules. e. Enroits du corps où on observe une variation de coloration (de transparent à opaque).

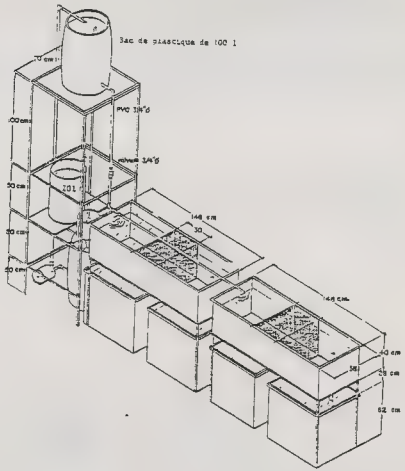


Figure 2 : Circuit fermé utilisé pour l'élevage de postlarves.

à - 5°C et ceci jusqu'au moment de sa distribution. Les différentes observations (délais de passage de la vie pélagique à la vie benthique et métamorphose) ont été effectuées pendant une période maximale de deux jours et concernent 30 individus prélevés au hasard dans chaque lot.

Au cours de ce travail, le passage de la vie pélagique à la vie benthique a été caractérisé par l'arrêt des mouvements natatoires et ceci même si certaines larves possédaient toujours les lobules de leur velum. La perte totale de ces lobules a alors servi de critère pour déterminer la fin de la période de métamorphose. Ainsi, toutes les quatre heures et sur une durée de deux jours, les larves qui cessent de nager ainsi que celles qui perdent complètement leur velum ont été quantifiées. Pendant toute la phase larvaire, les larves ont été nourries d'*Isochrysis aff. galbana*.

Les résultats ont été analysés à l'aide d'une analyse de variance à un facteur.

RESULTATS

Début de la métamorphose

Cinq caractéristiques morphologiques préliminaires au passage de la vie pélagique à la vie benthique ont pu être déterminées (Figure 1). Ce sont successivement :

a) - Développement de l'opercule

b) - Développement du cténidium

c) - Pigmentation verdâtre du corps, notamment sur le pied

d) - Pigmentation blanchâtre des tentacules

e) - Changement d'aspect corporel de la larve, de transparente à opaque.

Les temps nécessaires au changement de mode de vie des larves sont de deux heures pour le lot traité avec *Laurentia sp.* sous la forme congelée, huit heures pour celui traité avec l'algue lyophilisée, de dix-huit heures pour celui traité avec l'algue fraîche et enfin de soixante heures pour le lot témoin (Figure 3). L'analyse de variance met alors en évidence la présence d'une différence significative entre les délais de passage de la vie pélagique à la vie benthique des quatre lots expérimentaux soumis aux différents traitements ($P < 0,001$).

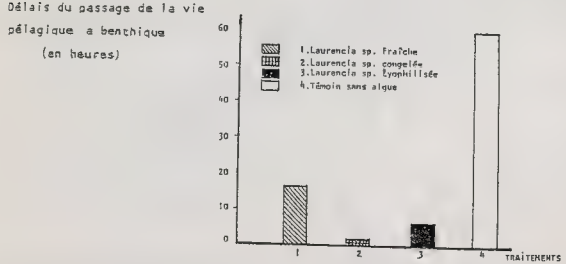


Figure 3 : Temps nécessaire au passage de la vie pélagique à la vie benthique (en heures) pour des larves de *Strombus gigas* aussitôt après l'administration de l'algue rouge *Laurentia sp.*

Résorption totale du velum

Le temps nécessaire à la résorption totale du velum en fonction des quatre traitements expérimentaux est représenté par la figure 4. On remarque que les larves mises en contact avec *Laurentia sp.* sous forme lyophilisée terminent leurs métamorphoses au bout de 20 heures, tandis que celles en présence de l'algue fraîche ne parviennent au même résultat qu'au bout de 40 heures. Les larves en contact avec l'algue congelée se métamorphosent en cinq heures, tandis que celles du lot témoin meurent en totalité avant d'atteindre ce stade.

Les taux de métamorphose observés pour les quatre lots de larves sont de 100 % pour les larves placées au contact de l'algue rouge fraîche et de 60 % pour les larves mises en présence de l'algue lyophilisée. Avec l'algue présentée sous forme congelée, ce taux est égale à 10 %, tandis que dans les individus du lot témoin aucune métamorphose n'est observée.

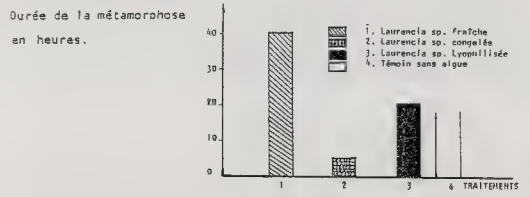


Figure 4 : Temps nécessaire à la résorption totale du velum en heures pour des larves de *Strombus gigas* après administration de l'algue rouge *Laurentia*. Les larves du lot témoin (sans algue) ne présentent pas de résorption du velum.

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'action du pouvoir inducteur de *Laurentia* lyophilisée sur la modification du mode de vie des larves des Gastéropodes ne semble pas avoir été étudié jusqu'à présent. Toutefois Hadfield (1978) montre que des extraits lyophilisés du corail *Porites* broyé dans l'eau distillée, peuvent avoir une action inductrice sur le passage de la vie pélagique à la vie benthique des larves du gastéropode *Phestilla sibogae*.

Le présent travail semble mettre en évidence le pouvoir inducteur de l'algue *Laurentia* préparée sous forme lyophilisée. Selon Sidall (1983) les phycoérythrines contenues dans les algues pourraient déclencher la dernière étape de la métamorphose. Ce même auteur démontre que la technique de lyophilisation n'entraîne pas de modification dans le pouvoir inducteur de *Laurentia sp.*

Divers auteurs ont utilisé l'algue *Laurentia* sous forme fraîche pour induire le changement de mode de vie des larves. Sidall (1981) montre que l'effet bénéfique de l'extrait algal ne se produit que dans des moments bien précis de la vie larvaire, les meilleurs résultats étant obtenues lorsque les larves sont en période de résorption du velum. Un comportement identique a été observé par Ballantine et Appeldoorn (1983), ainsi que par Ogawa et Coral (1985). D'Asaro (1965), Berg (1976), Ballantine et Appeldoorn (1983) ont montré que le passage de la vie pélagique à la vie benthique est un processus de courte durée. Morse

et al. (1980) concluent que, pour que ce changement survienne chez les larves, il est nécessaire que ces dernières soient en présence d'inducteurs naturels ou chimiques.

Les résultats de ce travail montrent que l'effet inducteur est plus important lorsque l'algue est distribuée sous sa forme lyophilisée ou congelée, que fraîche. Ce phénomène pourrait s'expliquer dans la mesure où les substances inductrices comme la phycoérythrine sont plus facilement libérées quand l'algue est utilisée sous la forme lyophilisée ou congelée et provoquer, en conséquence un effet plus direct.

Haddield (1978) met en évidence deux types de mécanismes dans l'induction de la métamorphose. Au cours du déroulement de la période prémétamorphique et métamorphique les larves, dans un premier temps, vont seulement réagir aux facteurs physiques, les stimulations étant reçues par des macrorécepteurs comme les statocystes, les yeux, etc... Au cours d'une seconde phase les larves vont être sensibles aux inducteurs chimiques. Ces différents facteurs permettront le déclenchement, puis le déroulement normal de la métamorphose.

La présente étude a permis de déterminer les caractéristiques morphologiques externes des larves de lambis qui peuvent être considérées comme des critères permettant de caractériser la phase préliminaire à la métamorphose. En effet, la détermination précise de cette phase est nécessaire pour administrer de manière adéquate les inducteurs de la métamorphose.

Les inducteurs naturels, tels que l'algue *Laurentia* vont réduire la durée de la métamorphose d'une manière plus importante lorsque l'algue est distribuée sous forme lyophilisée ou congelée que sous la forme fraîche. Il est cependant nécessaire de mener d'autres études pour mieux connaître le rôle de ces inducteurs naturels et leurs caractéristiques chimiques.

REMERCIEMENTS

Ce travail a pu être mené à bien, grâce à l'appui du CONACYT, du CNRS, du CST à Mexico et du Ministère des Affaires Etrangères Français qui a financé les échanges entre les chercheurs français et mexicains.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BALLANTINE, D.L., et APPELDOORN, R.S., 1983. Queen conch culture and future prospects in Puerto Rico. Proc. Gulf. Caribb. Fish. Inst., 35 : 57-63.

BERG, C.J., 1976. Growth of the queen conch *Strombus gigas*, with a discussion of the practicality of its mariculture. Mar. Biol. 34 : 191-199.

BROWNELL, W.N., 1977. Reproduction, laboratory culture, and growth of *Strombus gigas*, *Strombus costatus* and *Strombus pugilis* in Los Roques, Venezuela. Bull. Mar. Sci., 27 : 668-680.

BROWNELL, W.N., et STEVELY, J.M., 1981. The biology, fisheries, and management of the queen conch, *Strombus gigas*. Mar. Fish. Rev., 43(7) : 1-12.

D'ASARO, C.N., 1965. Organogenesis, development, and metamorphosis in the queen conch, *Strombus gigas*, with notes on breeding habits. Bull. Mar. Sci. 15 : 359-410.

DAVIS, M., HESSE, C. et HODGKINS, 1985. Commercial hatchery produced queen conch, *Strombus gigas*, seed for the research and grow-out market. Proc. Gulf. Caribb. Inst. in Martinique, 1985.

DE LA TORRE, R., 1982. La pesqueria de caracoles en G. Roo Centro de Investigaciones pesqueras de Isla Mujeres. Inst. Nal. de la Pesca Sec. de Pesca. Mexico : 7-21.

HADFIELD, H.G., 1978. Metamorphosis in marine molluscan larvae : an analysis of stimulus and reponse. In Chia & H.E. Rice (Ed). Elsevier, New York, U.S.A., 165-175.

MORSE, D.E., TEGNER, H., DUCAN, H., HOOKER, N., TREVELYAN, G. et CAMERON, A., 1980. Induction of settling and metamorphosis of planktonic molluscan (Haliotis) larvae. III. Signaling by metabolites of intact algae is dependant upon contact. In Muller Schwarse D. Silvestein R.M. (Eds) Plenum Press, New York, USA : 67-86.

OGAWA, J. et CORAL, J.L., 1985. Ensayo de la fijacion de semilla del caracol reyna *Strombus gigas* y su crecimiento inicial en un sistema de produccion masivo. Reunion anual de la Proc. Gulf. Caribb. Fish. Inst. en Martinica, 1985.

RODRIGUEZ, G.L., 1986. Desarrollo embrionario y metamorfosis del caracol rosado *Strombus gigas* (Linnaeus). Tesis de maestria. CINVESTAV IPN Merida : 1-48.

SIDALL, S.E., 1981. Larvicultura. proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. Freeport, Bahamas : 13-23.

SIDALL, S.E., 1983. Biological and economic outlook for hatchery production of juvenile queen conch. Proc. Gulf Caribb. Fisn. Inst. 35 : 46-52.

HALIOTIS, 18 (1988) . 239-249.

TOXICITE, BIOACCUMULATION ET RELARGAGE DU PLOMB CHEZ *DREISSENA POLYMORPHA* EFFET DE L'EDTA ET DES PHOSPHATES

par

M. BENYAHIA, C. CROCHARD et J.C. PIHAN

Laboratoire d'Ecologie, 1 Rue des Récollets, 57000 METZ (France)

ABSTRACT : TOXICITY, UPTAKE AND RELEASE OF LEAD BY *DREISSENA POLYMORPHA*. EFFECTS OF EDTA AND PHOSPHATES

The present study investigates the uptake and release kinetics of lead by a freshwater mussel *Dreissena polymorpha* and the effects of complexing agents : EDTA - pnosphates. Experimental conditions were for all experiments as below : T° 18 ± 1°C - O_2 > 80% saturation - hardness 220 ± 20 mg/l $CaCO_3$ - pH 8.2 ± 0.2. The concentrations testéd are : 0.25 - 0.5 - 1.0 - 1.5 mg/l for lead. EDTA : 2 and 10 µM, PO_4^{3-} : 10 mg/l. The response of mussels to lead is an accumulation with variable importance according to concentrations in the medium. Indeed, there is a positive correlation between concentration of metal in the medium and concentration in mussels. Lead has been localized, using histochemical and microanalytical techniques, mainly in granules of the renal cells, cytoplasm of granulocytes and in the digestive epithelium. When EDTA is present, we observed a very weak uptake and a reduction in cumulative mortality. The EDTA reduces strongly the bioavailability of the metal for the organism. It permits us to deduce that for lead, there is a positive correlation between uptake and toxicity. The experiments of detoxication show that the rate of release is very weak. While, in the presence of EDTA, the detoxication is significantly increased, with phosphates, the detoxication is contrarily inhibited.

RESUME :

Le présent travail a pour objet l'étude de la cinétique d'accumulation et de relargage du plomb et l'effet d'agents complexants tels que l'EDTA et les phosphates chez la moule d'eau douce. Des expériences d'intoxication et de détoxication ont été menées sur des périodes de 3 semaines à 1 mois. La réponse des dreissènes se traduit par une accumulation dans tous les cas où le plomb est administré seul. Il existe une corrélation positive entre la concentration du métal dans le milieu et sa teneur dans le matériel biologique. Le plomb a pu être localisé histochimiquement et par des méthodes microanalytiques essentiellement dans des agglomérations au sein des cellules rénales, dans le cytoplasme des cellules circulantes ainsi que dans l'épithélium intestinal. Dans le cas où le plomb est associé à l'EDTA, les dreissènes n'accumulent pas ou très peu le métal. L'EDTA rendrait le métal non biodisponible pour l'organisme ; ce résultat est en accord avec les pourcentages plus faibles de mortalité cumulée enregistrés en sa présence. Dans le cas du plomb, il y a donc corrélation positive entre l'accumulation et la toxicité. Pour les expériences de détoxication, le taux de décontamination est faible, il est significativement augmenté en présence d'EDTA. Les phosphates inhibent la détoxication.

Mots clés : Plomb, EDTA, toxicité, bioaccumulation, *Dreissena polymorpha*.

Key words : Lead, EDTA, toxicity, bioaccumulation, *Dreissena polymorpha*.

INTRODUCTION

La présence de plus en plus importante de métaux lourds dans l'environnement a suscité un intérêt croissant pour l'étude de leurs effets sur les organismes aquatiques. Leur particularité de filtreurs a fait proposer les bivalves comme bioindicateurs de pollution métallique "Phillips (1977)".

Du fait de leur intérêt économique, la littérature est très riche en ce qui concer-

ne les lamellibranches marins, les mytilidés étant les plus fréquemment étudiés "Phillips (1977) ; George et Coombs (1977) ; Jeantet et al. (1985) ; Lobel (1987)". Certaines publications concernent cependant les moules d'eau douce notamment *Dreissena polymorpha* "Karbe et al. (1975) ; Bias et Karbe (1985) ; Crochard (1985) ; Leglize (1985) ; Leglize et Crochard (1987)".

Parmi les métaux lourds retrouvés dans l'environnement, le plomb est l'un des plus toxiques. De nomoreux travaux dont les plus récents sont ceux de Tan et Lim (1984) ; Martincic et al. (1986) ; Loring et Prosi (1986) ; Campbell et Evans (1987), analysent l'effet toxique de ce métal sur les bivalves marins et sa bioaccumulation.

Peu d'auteurs s'intéressent au rôle de la matrice chimique du milieu sur la toxicité et la bioaccumulation, lesquelles sont d'ailleurs influencées par les facteurs du milieu notamment les agents chélatants "Gutierrez-Galindo (1980a et b) ; Winner et Gauss (1986) ; Campbell et Evans (1987)".

L'objet du présent travail est d'étudier la toxicité, la bioaccumulation et le relargage du plomb chez la dreissène ; la localisation du métal dans l'organisme a été recherchée par des méthodes histochimiques. L'effet d'agents complexants tels que EDTA et phosphates a également été suivi.

MATERIELS ET METHODES

Deux séries d'expériences ont été réalisées, en automne 1986 et au printemps 1987. Pour chacune d'elles, un échantillon de 2000 dreissènes choisies dans une classe de taille de 18 à 22 mm a été récolté dans une station non polluée de la Moselle. Les moules ont été mises en stabulation pendant 48 heures dans de l'eau de conduite décnlorée par filtration sur charbon actif. Elles ont ensuite été réparties par lots de 200 dans des unités expérimentales composées chacune de deux bacs de 15 litres inter-communiquants. Un brassage en continu et un certain courant à l'intérieur des récipients sont entretenus par une pompe.

La température est de 18 ± 1°C, le pH de 8,2 ± 0,2, la dureté exprimée en $CaCO_3$ est de 220 ± 20 mg/l. Un bullage en continu dans les unités expérimentales a permis de maintenir un taux de saturation en O_2 de l'ordre de 90%.

Les dreissènes sont maintenues à jeun durant toute la durée du plan expérimental. Le milieu est renouvelé toutes les 24 heures.

Expérience n° 1 (automne 86), durée 20 jours
Sept unités ont été aménagées comme suit :
- Unité 0 : Témoin (sans apport métallique)
- Unité I : 0.25 $mg.l^{-1}$ de plomb
- Unité II : 0.5 $mg.l^{-1}$ de plomb
- Unité III : 1.0 $mg.l^{-1}$ de plomb
- Unité IV : 1.5 $mg.l^{-1}$ de plomb
- Unité V : 0.25 $mg.l^{-1}$ de plomb + EDTA 2 µM
- Unité VI : 1.5 $mg.l^{-1}$ de plomb + EDTA 10 µM

Le plomb est utilisé sous forme de $Pb(NO_3)_2$; la molarité de l'EDTA étant légèrement en excès par rapport à celle du plomb.

Expérience n° 2 (printemps 87), 21 jours d'intoxication suivis de 30 jours de détoxication

Intoxication		Détoxication
Unité 0	: Témoin	Témoin
I	: Pb 1 mg.l^{-1}	eau déchlorée
II	: Pb 1 mg.l^{-1}	eau déchlorée + EDTA 20 µM
III	: Pb 1 mg.l^{-1}	eau déchlorée + PO_4^{3-} 10 mg.l^{-1}
IV	: Pb 1 mg.l^{-1} + EDTA 20 µM	eau déchlorée
V	: Pb 1 mg.l^{-1} + EDTA 20 µM	eau déchlorée + EDTA 20 µM

L'EDTA a été utilisé à une molarité plus importante (20 µM, soit 4 fois celle du plomb) et son effet a aussi été recherché sur la décontamination. Dans le but de comparer nos résultats avec ceux de Gutierrez-Galindo (1980) qui a étudié l'effet de l'EDTA et des phospnates sur l'élimination du Cd par *Mytilus*, nous avons employé les phosphates sous forme de Na_2HPO_4 à 10 mg/l^{-1} de PO_4 pendant la phase de décontamination.

Dans les deux expériences, des échantillons de dreissènes sont prélevés dans chaque unité à intervalles de temps définis puis mis à stabuler pendant 24 heures en vue d'éliminer le métal non réellement absorbé. Les parties molles sont ensuite recueillies, les poids frais et sec sont déterminés. Ces échantillons sont minéralisés par attaque nitrique à chaud (70°C à l'étuve pendant 16 heures). L'analyse chimique est effectuée par spectrométrie d'absorption atomique.

Parallèlement, des individus sont prélevés pour l'étude microscopique. La localisation histochimique du plomb fait appel à la méthode au chromate de potassium. Après dissection, des fragments de moule sont fixés au liquide de Möller (formaldényde à 40% et bichromate de K à 3%), inclus à la paraffine et coupés à 7 um. Les sels de plomb apparaissent sous forme de cristaux jaunâtres de chromate de plomb sur fond variable avec la coloration de fond adoptée : Bleu de Toluidine, Rouge nucléaire solide, ou bien pas de coloration. Une histologie topographique est également pratiquée (méthode au Trichrome en un temps).

RESULTATS

I - Evolution de la teneur en plomb dans le milieu

La Figure 1 montre la cinétique du métal dans la phase aqueuse : on constate que 70 à 80% du métal ont disparu après 24 heures. Ceci est essentiellement dû à la précipitation car le milieu est basique (pH = 8,2), à l'adsorption sur les parois des bacs expérimentaux et à la bioaccumulation par le matériel biologique.

Dans les unités contenant l'EDTA, la perte métallique de la phase aqueuse est pratiquement nulle. L'EDTA maintient le métal dissous dans le milieu en le complexant, et permet d'éviter la précipitation et l'adsorption.

II - Toxicité

Les diverses concentrations testées ont montré que le plomb avait un effet toxique sur les dreissènes, révélé par une mortalité dans les effectifs. La Figure 2 illustre la corrélation existant entre la mortalité et les concentrations dans le milieu. L'allure de la courbe rappelle celle des courbes dose - effet dans leur 1ère phase. La toxicité du plomb et sa bioaccumulation sont corrélées positivement, ce qui est par ailleurs confirmé par l'analy-

se du rôle de l'EDTA ; la Figure 3 montre que dans les lots traités avec cette substance, les mortalités sont moins élevées, voisines de celles du témoin. Ce résultat est en accord avec les faibles teneurs accumulées en présence d'EDTA.

L'étude histopathologique, menée sur certaines dreissènes prélevées après la moitié du temps d'intoxication ainsi qu'en fin d'expérience, n'a pas montré d'altérations graves. Néanmoins il a été possible, dans des cas extrêmes (temps et dose maxima), d'observer des décollements de l'épithélium de certains filaments branchiaux (fig. 12).

Pour ces mêmes conditions expérimentales, le tissu intertubulaire gonadique montre chez quelques spécimens un aspect plus lacuneux que chez les témoins. L'utilisation de l'EDTA entraîne par ailleurs une fragilisation de la coquille dont les couches les plus externes sont décapées, les valves prennent alors une couleur blanchâtre.

III - Bioaccumulation

Les cinétiques de bioaccumulation sont rapportées dans les Figures 4 à 7. Il apparaît que les moules accumulent le métal à des niveaux croissants selon la quantité de plomb présent dans le milieu. Dans le cas des concentrations de 1,5 $mg.l^{-1}$ pour l'expérience 1 et 1 $mg.l^{-1}$ pour l'expérience 2, l'accumulation est très importante et se fait assez rapidement puisque 75% du taux d'accumulation maximum sont atteints dans les 3 à 6 premiers jours et cela pour les deux séries. La courbe révèle qu'un plateau est atteint dès le 9ème jour. Dans le cas des faibles concentrations, l'accumulation est plus lente et la saturation n'est pas encore atteinte le 20ème jour.

Les accumulations maximales relevées sont de 900 $\mu g.g^{-1}$ poids sec pour l'expérience 1 et de 500 $\mu g.g^{-1}$ poids sec pour l'expérience 2, dans le cas des dreissènes exposées à 1 $mg.l^{-1}$ de Pb, la teneur finale des témoins étant de 10 $\mu g.g^{-1}$ poids sec. A cette même concentration en plomb (1 $mg.l^{-1}$), les animaux de l'expérience 1 (prélevés en automne) accumulent plus lentement mais plus intensément que ceux de l'expérience 2 (réalisée au printemps) lesquels arrivent à saturation dès le 5ème jour (fig. 7 et 9). Ce qui laisse à penser que la capacité d'accumulation et l'allure de la courbe dépendent étroitement de l'état physiologique des animaux et particulièrement de l'état de maturité génitale.

En comparant les concentrations dans le milieu et les teneurs dans les dreissènes, on constate qu'il existe une corrélation positive (fig. 8). Dans le cas où l'EDTA a été associé au plomb, les moules n'accumulent que peu le métal comparativement aux mêmes concentrations employées seules (fig. 5 à 7), ceci malgré les teneurs élevées en métal restant dans la phase aqueuse mais rendues non biodisponibles par le chélatant (fig. 1).

La localisation du métal dans l'organisme a pu être faite à trois niveaux.

Certaines zones de l'épithélium digestif (fig. 13) montrent une coloration jaune pâle signifiant une présence en faible quantité et révélant là plutôt une voie de transit.

Les cellules circulantes, essentiellement les granulocytes, bien visibles dans les branchies, présentent également une coloration cytoplasmique jaune pâle (fig. 14).

C'est l'organe excréteur qui affiche la plus forte concentration en chromates de plomb. On retrouve ces cristaux au niveau des branches distales interne et externe de chaque rein, dans les vacuoles apicales des cellules épithéliales mais également dans la lumière de ces tubes (fig. 15).

C'est uniquement dans le rein que l'on peut retrouver trace du métal lorsque l'EDTA est employé.

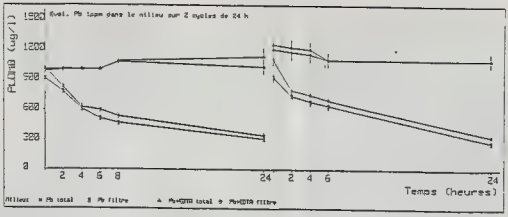


FIG 1 : Evolution de Pb 1 ppm dans le milieu sur 2 cycles de 24 h. (changement de milieu journalier)

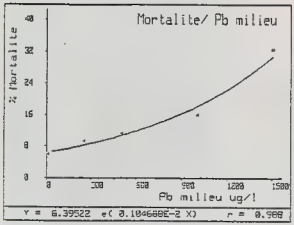


FIG 2 : Evolution de la mortalité cumulée en fonction de la concentration du plomb dans le milieu (Exp. 1)

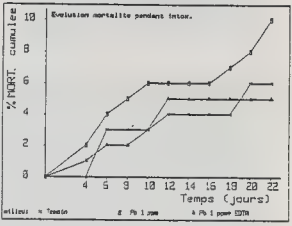


FIG 3 : Evolution de la mortalité cumulée en fonction du temps d'intoxication (Pb 1 ppm → Exp. 2)

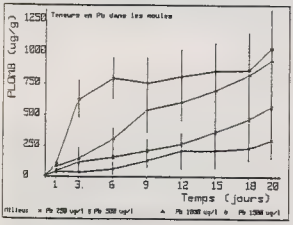


FIG 4 : Cinétiques d'accumulation pour les diverses concentrations en Pb (Exp. 1)

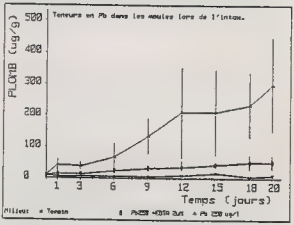


FIG 5 : Cinétiques d'accumulation du Pb en présence ou non d'EDTA (Exp. 1)

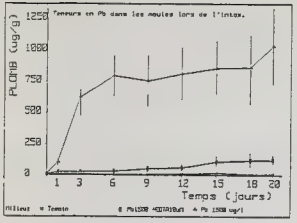


FIG 6 : Cinétiques d'accumulation du Pb en présence ou non d'EDTA (Exp. 1)

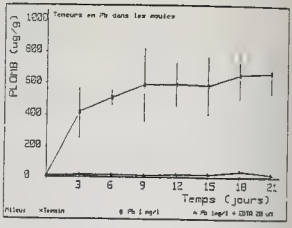


FIG 7 : Cinétiques d'accumulation du Pb en présence ou non d'EDTA (Exp. 2)

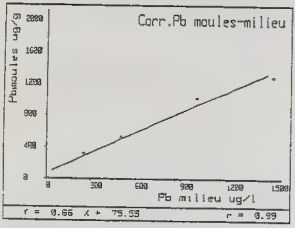


FIG 8 : Corrélation entre les concentrations du Pb dans le milieu et les teneurs dans les moules (Exp. 1)

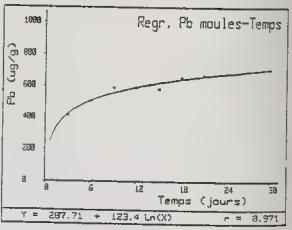


FIG 9 : Courbe de régression entre le temps d'intoxication et les teneurs dans les moules (Exp. 2)

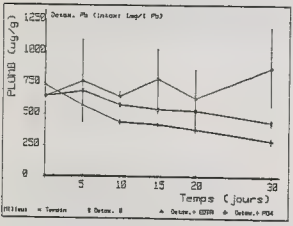


FIG 10 : Cinétiques de décontamination dans l'eau déchlorée, avec EDTA 20 µM et avec PO4. Intoxication préalable par 1 ppm de Pb durant 21 jours (Exp. 2)

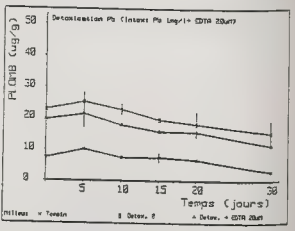
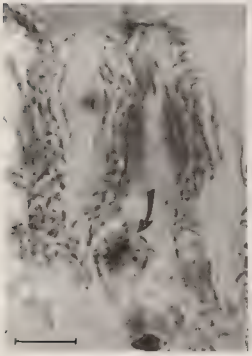


FIG 11 : Cinétiques de décontamination avec et sans EDTA 20 µM. Intoxication préalable par 1 ppm de Pb en présence d'EDTA durant 21 jours (Exp. 2)

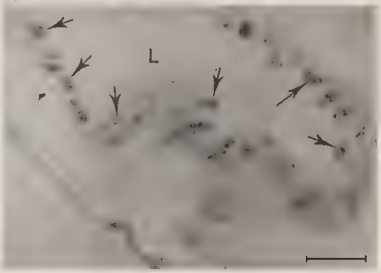
12

13

14



15



SUJETS INTOXIQUES DURANT 21 JOURS PAR 1,5 ppm DE PLOMB

FIGURE 12 : la flèche indique un décollement de l'épithélium branchial.

FIGURE 13 : l'accolade désigne la zone de cytoplasme colorée en jaunâtre par le bichromate de plomb au sein des cellules de l'épithélium digestif.

FIGURE 14 : macrophage (flèche) dont le cytoplasme montre des inclusions jaunes de bichromate de plomb, localisé dans un filament branchial.

FIGURE 15 : les flèches indiquent les concrétions jaunes de bichromate de plomb dans les cellules de l'épithélium rénal (L = lumière du tubule rénal).

Le tiret représente 10µm.

IV - Relargage

Les cinétiques d'élimination du plomb sont visualisées par les Figures 10 et 11. Le taux de décontamination maximum ne dépasse pas 35% de la contamination initiale chez les dreissènes intoxiquées par 1 $mg.l^{-1}$ de plomb employé seul ou en présence d'EDTA à 20 µM, puis détoxifiées dans l'eau déchlorée.

Pour les lots détoxifiés en présence d'EDTA, le taux de décontamination est plus important, il est de 60% chez les moules qui avaient été intoxiquées par 1 $mg.l^{-1}$ de plomb.

Dans le cas où l'intoxication et la détoxication sont réalisées en présence d'EDTA, le taux de décontamination est de 50%.

Après 30 jours de détoxication effectuée en présence d'EDTA, la décontamination n'est pas totale (les teneurs restent 30 fois supérieures à celles des témoins pour l'expérience à 1 $mg.l^{-1}$ de Pb).

Les expériences de détoxication par des phosphates montrent des résultats sensiblement différents (fig. 10). Employés à 10 $mg.l^{-1}$ de PO_4^{3-}, ils n'ont aucun effet significatif sur la décontamination.

Quel que soit le protocole de détoxication, c'est également dans les branches distales interne et externe du rein que l'on retrouve trace du métal, toujours sous forme de granules, intracellulaires ou bien présents dans la lumière des tubes.

DISCUSSION

La série des expériences 1 et 2 a été réalisée selon un mode semi-statique nécessitant un renouvellement du milieu de façon à ramener les teneurs en plomb au niveau voulu. Il n'en demeure pas moins que cette technique entraîne une variation des concentrations dès les premières heures. La teneur moyenne sur un cycle journalier est donc inférieure à la teneur initiale.

Nous nous sommes volontairement limités à l'étude du métal dissous. Pour cela les expériences ont été conduites sans l'apport de nourriture qui aurait pu constituer un site de fixation du plomb, amenant alors à envisager une contamination sous forme particulaire par des voies métaboliques différentes.

Après des essais préliminaires, les concentrations en plomb ont été choisies à des niveaux très supérieurs à ceux rencontrés dans la nature. Elles ont permis d'évaluer la toxicité de ce métal sur *Dreissena polymorpha* par le suivi des taux de mortalité, permettant ainsi de situer la sensibilité de cette espèce par rapport aux bivalves les plus communément étudiés.

Nous avons relevé très peu d'atteintes histopathologiques, leur appréciation, notamment pour le tissu interstitiel, étant par ailleurs compliquée du fait du protocole expérimental (absence de nourriture). Sunila (1986) a décrit des atteintes histopathologiques dans la branchie de *Mytilus* soumise à des intoxications par le cuivre ou le cadmium. Les auteurs s'accordent cependant sur le fait que les lamellibranches seraient peu sujets aux lésions du fait de leur aptitude à stocker les polluants, en particulier les métaux, sous des formes inactivées "Martoja et al. (1986) ; Giraud et al. (1986)".

L'effet du plomb a également été recherché par l'étude de sa bioaccumulation. Les taux atteints en fin de manipulation atteignent pour l'expérience 1 jusqu'à 90 fois les teneurs rencontrées dans les témoins (60 fois pour l'expérience 2). La différence observée

entre les valeurs obtenues dans les expériences 1 et 2 pourrait être imputée à la physiologie des animaux puisqu'elles ont été pratiquées à des époques différentes. L'automne est la période qui suit la libération des gamètes et marque le début d'un nouveau cycle biologique, ce qui s'accompagne de synthèses et d'un stockage de réserves, signifiant donc un métabolisme actif. Ce qui se traduirait dans notre cas par une prise importante du métal. Par contre, au printemps (avril-mai), la gamétogenèse est presque terminée, les animaux ne synthétisent plus de réserves, et cela correspondrait au plus faible niveau de contamination atteint.

Pour ce qui est de la cinétique de la bioaccumulation, dans le cas d'une intoxication à 1 $mg.l^{-1}$ de Pb réalisée en automne (expérience 1), on a montré un processus lent sans phase de saturation nette ; dans l'expérience 2, printanière, l'accumulation est plus rapide et la saturation est atteinte dès la première semaine.

Nous avons pu localiser le plomb dans le cytoplasme des cellules de l'épithélium digestif et dans celui des granulocytes. Cependant, la plus grande quantité est retrouvée au niveau de l'appareil excréteur. Si les métallothionéines jouent un rôle important dans la fixation des métaux accumulés par la cellule, en ce qui concerne le plomb, les données récentes ne permettent pas de penser qu'il induirait la formation de telles protéines. "Viarengo et al. (1987)" ont montré que les lysosomes ont également une grande importance dans la capture et l'élimination sous forme de corps résiduels.

Les résultats ont permis de conclure que les phénomènes d'accumulation diffèrent lorsque l'on emploie l'EDTA, les moules ne fixent alors que très peu le métal. L'EDTA maintient le plomb dans la phase aqueuse en le solubilisant mais il le rend non biodisponible pour les animaux en le complexant.

Plusieurs auteurs ont étudié l'influence des chélatants organiques "Gutierrez-Galindo (1980) ; Knezovich et al. (1981) ; Winner et Gauss (1986)". Ils montrent tous que ces substances réduisent la bioaccumulation et la toxicité des métaux lourds.

Il semblerait donc que l'EDTA ait un effet protecteur en réduisant la bioaccumulation et corrélativement la toxicité. Cet agent arrive d'autre part à mobiliser le métal préalablement accumulé et contribue ainsi à favoriser son élimination. Cette particularité a déjà été signalée par Jones et al. (1986) pour les tissus hépatique et rénal de souris intoxiquées par le cadmium. L'EDTA pourrait donc pénétrer dans les tissus, solubiliser les métaux absorbés et aider ainsi leur élimination. En étudiant les taux de décontamination il apparaît que le métal accumulé très faiblement en présence d'EDTA, est plus labile. En effet, son élimination atteint 50% au terme d'une phase de détoxification de 30 jours pratiquée sans EDTA.

En ce qui concerne les phosphates, les résultats ont montré qu'il y a inhibition de la décontamination. L'ion phosphate pénétrerait dans l'organisme et provoquerait une coprécipitation avec le plomb dans des complexes Pb-protéines. Des études rapportent que ce métal réduit le produit [ca] x [P] "Vallée et Ulmer (1972) ; Schultz-Baldes (1977) ; George et al. (1978)". Ce mécanisme pourrait expliquer l'inhibition de l'élimination du plomb par les PO_4^{3-}, car il se trouverait alors emprisonné dans des complexes protéiques, associé au phosphore et au calcium.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un contrat de recherche A.T.P. PIREN - Ecotoxicologie.

BIAS, J. and KARBE, L., 1985. Bioaccumulation and partitioning of cadmium with the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* PALLAS. Int. Revue Ges. Hydrobiol., 70 (1) : 113-125.

CAMPBELL, J.H. and EVANS, R.D., 1987. Inorganic and organic Ligand binding of Lead and Cadmium and resultant implications for bioavailability. Sci. total Environ., 62 : 219-227.

CROCHARD, C., 1985. Essai d'utilisation d'un mollusque bivalve (*Dreissena polymorpha* PALLAS) pour estimer le degré de pollution d'une rivière. IV. Histologie et histopathologie de l'organisme intoxiqué. Pages 1-112 in Ministère de l'Environnement & Université de Metz, Laboratoire d'Ecologie. Répartition et passage de polluants métalliques dans divers compartiments inertes et vivants d'un cours d'eau. Convention n° 81370, 511 p.

GEORGE, S.G. and COOMBS, J.L., 1977. The Effects of chelating agents on the uptake and accumulation of cadmium by *Mytilus edulis*. Mar. Biol. 39 : 261-268.

GEORGE, S.G., PIRIE, B.J.S., CHEYNE, A.R., COOMBS, T.L. and GRANT, P.T., 1978. Detoxication of metals by marine bivalves : An ultra structural study of the compartmentation of Copper and Zinc in the oyster *Ostrea edulis*. Mar. Biol., 45 : 147-156.

GEORGE, S.G., CARBENE, E., COOMBS, T.L., OVERNELL, J. and YOUGSON, A., 1979. Characterisation of Cadmium-binding proteins from mussels *Mytilus edulis* (L) exposed to Cadmium. Biochim. et Biophys. Acta, 580 : 225-233.

GIRAUD, A.S., WEBSTER, L.K., FABRIS, J.G., COLLETT, L.C. and YEOMANS, N.D., 1986. Absence of histoathological response to cadmium in gill and digestive diverticula of the mussel *Mytilus edulis*. Bull. environ. Contam. Toxicol., 36 (1) : 146-149.

GUTIERREZ-GALINDO, E.A., 1980. Etude de l'accumulation du Cadmium par la moule *Mytilus edulis* en présence d'EDTA Na_2 et de phosphate. Rev. Int. Oceanogr. Méd., LIX : 41-45.

GUTIERREZ-GALINDO, E.A., 1980. Etude de l'élimination du Cadmium par *Mytilus edulis* en présence d'EDTA et de phosphate. Chemosphère, 9 : 495-500.

JEANTET, A.Y., BALLAN-DUFRANCAIS, C. et MARTIN, J.L., 1985. Recherche des mécanismes de détoxication du cadmium par l'huître *Crassostrea gigas* (Mollusque, Bivalve). II. Sites intracellulaires d'accumulation du métal dans les organes absorbants et excréteurs. C.R. Acad. Sci., Paris, 301, Série III, n° 5 : 177-182.

JONES, S.G., MITCHELL, W.M. and JONES, M.M., 1986. Effects of the mobilization of aged tissue cadmium by chelating agents. J. Toxicol. Environ. Health, 19 : 267-278.

KARBE, L., ANTONACOPOULOS, N. and SCHNIER, C., 1975. The influence of water quality on accumulation of heavy metals in aquatic organisms. Verh. Internat. Verein. Limnol., 19 : 2094-2101.

KNEZOVICH, J.P., HARRISSON, F.L. and TUCKER, J.S., 1981. The influence of organic chelators on the Toxicity of copper to Embryos of the pacific oyster, *Crassostrea gigas*. Arch. Environm. Contam. Toxicol., 10 : 241-249.

LEGLIZE, L., 1985. Essai d'utilisation d'un mollusque bivalve (*Dreissena polymorpha* PALLAS), pour estimer le degré de pollution métallique d'une rivière. III. Modalité et dynamique d'intoxication et de désintoxication in situ. Pages 1-87 in Ministère de l'Environnement & Université de Metz, Laboratoire d'Ecologie. Répartition et passage de polluants métalliques dans divers compartiments inertes et vivants d'un

cours d'eau. Convention n° 81370, 511 p.

LEGLIZE, L. et CROCHARD, C., 1987. Vérification expérimentale du choix de *Dreissena polymorpha* PALLAS (Lamellibranche) comme bioindicateur de contamination métallique. Naturaliste Can. (Rev. Ecol. Syst.), 114 (sous presse).

LOBEL, P.B., 1987. Intersite, Intrasite and Inherent variability of the whole soft tissue Zinc concentrations of individual mussels *Mytilus edulis* : Importance of the Kidney. Marine Environ. Res., 21 : 59-71.

LORING, D.H. and PROSI, F., 1986. Cadmium and Lead cycling between water, sediment, and biota in an artificially contaminated mud flat on Borkum (F.R.G.). Wat. Sci. Tech. 18 : 131-139.

MARTINCIC, D., NURNBERG, H.W. and BRANICA, M., 1986. Bioaccumulation of heavy metals by bivalves from Limski Kanal (North Adriatic Sea). Mar. Chem., 18 : 299-319.

MARTOJA, R., MARTIN, J.L., BALLAN-DUFRANCAIS, C., JEANTET, A.Y. and TRUCHET, M., 1986. Effets d'un effluent de fabrication du bioxyde de Titane sur un mollusque (*Mytilus edulis*). Comparaison d'animaux traités expérimentalement et prélevés à proximité d'un rejet d'usine. Mar. environ. Res., 18 : 1-27.

PHILLIPS, D.J.H., 1977. The use of biological indicator organisms to monitor trace metal pollution in marine and estuarine environments. A review. Environ. Pollut., (13) : 281-317.

SCHULZE-BALDES, M., 1977. Lead transport in the common mussel, *Mytilus edulis*. In Physiology and behaviour of marine organisms (D.S. Mc Lusky and A.J. Berry, eds.), pp 211-218. Pergamon, Oxford.

SUNILA, I., 1986. Chronic histopathological effects of short-term copper and cadmium exposure on the gill of the mussel, *Mytilus edulis*. J. invert. Pathol., 47 (2) : 125-142.

TAM, W.H. and LIM, L.H., 1984. The tolerance to and uptake of Lead in the green mussel, *Perna viridis* (L.). Aquaculture, 42 : 317-332.

VALLEE, B.L. and ULMER, D.D., 1972. Biochemical effects of mercury, cadmium, and lead. Ann. Rev. Biochem. 41 : 91-128.

VIARENGO, A., MOORE, M.N., MANCINELLI, G., MAZZUCOTELLI, A., PIPE, R.K. and FARRAR, S.V., 1987. Metallothioneins and lysosomes in metal toxicity and accumulation in marine mussels : the effect of cadmium in the presence and absence of phenanthrene. Mar. Biol., 94 : 251-257.

WINNER, R.W. and GAUSS, J.D., 1986. Relationship between chronic toxicity and bioaccumulation of Copper, Cadmium and Zinc as affected by water Hardness and Humic Acid. Aquat. Toxicol., 8 : 149-161.

HALIOTIS, 18 (1988) : 251-259.

BIOACCUMULATION ET RELARGAGE DU ZINC CHEZ LA MOULE D'EAU DOUCE *DREISSENA POLYMORPHA* PALLAS

Effet de l'EDTA

par

A.M. MAAROUF, A. MOUABAD et J.C. PIHAN

Laboratoire d'Ecologie, 1 Rue des Récollets, 57000 METZ (France)

ABSTRACT : ZINC BIOACCUMULATION AND RELEASE BY *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS)

Previous "in situ" studies showed that *Dreissena polymorpha* has a good capacity to accumulate metals. In laboratory, these studies have been performed, using the following zinc concentrations : 0,25 ; 0,50 ; 1,0 ; 1,5 ; 2,0 and 4,0 ppm, during four weeks exposure followed by four weeks of metal releasing. Temperature was maintained at 19 ± 1°C, pH at 8.2 ± 0.4, and hardness at 220 ± 10 mg/l de $CaCO_3$. Effect of organic complexation on the bioavailability of zinc to *Dreissena polymorpha* was studied in similar conditions. The complexant agent EDTA was used. Soft parts from individual specimens have been mineralized and zinc concentrations were determined by flamme atomic absorption spectrophotometry (model PERKIN ELMER 2380). Results show that *Dreissena polymorpha* can concentrate zinc to a marked degree over the ambient level. EDTA decreased the zinc accumulation rate. In the detoxification phase, the releasing of metal in experiment without EDTA was very low. In the presence of the complexant a higher releasing level of metal was achieved.

RESUME :

Une étude préalable "in situ" (rivière Orne) de la capacité de bioaccumulation et de relargage des métaux lourds par la moule d'eau douce *Dreissena polymorpha* se poursuit actuellement en laboratoire en utilisant de l'acétate de zinc aux dosages de 0,25 ; 0,5 ; 1 ; 2 et 4 ppm, sur des périodes de 4 semaines à une température de 19 ± 1°C, un pH de 8,2 ± 0,4 et une dureté de 220 ± 10 mg/l de $CaCO_3$; O_2 > 80% de saturation. La bioaccumulation et l'effet de l'EDTA sur cette activité de bioaccumulation puis de relargage du zinc sont testés dans les mêmes conditions pour deux concentrations de zinc : 2 et 4 ppm. Après minéralisation des parties molles, le zinc est dosé en spectropnotométrie d'absorption atomique en flamme (modèle PERKIN ELMER 2380). Les courbes de bioaccumulation en fonction du temps confirment la capacité bioaccumulatrice de cet organisme. La présence de l'EDTA comme complexant du zinc diminue notablement cette activité. La phase de relargage montre que l'EDTA arrive à extraire le zinc des parties molles des moules. Il y a simultanément décalcification de la coquille.

Mots clés : Bioaccumulation, relargage, zinc, EDTA, *Dreissena polymorpha*.

Key words : Bioaccumulation, release, zinc, EDTA, *Dreissena polymorpha*.

INTRODUCTION

En raison de leur pouvoir de filtration, les bivalves sédentaires sont d'excellents indicateurs de la contamination du milieu marin et dulçaquicole "Hiyama et Shimizu (1964) ; Ikuta (1968) ; Alzieu (1981)". La plupart des études ont été menées in situ en milieu marin et elles montrent une variation individuelle et spécifique de la bioaccumulation du zinc, du plomb et du cuivre d'après Irland et Wootton (1977) ainsi que du zinc, du cuivre et du fer d'après Lobel et al. (1982).

Souvent, la présence de plusieurs métaux lourds dans les milieux aquatiques pose un problème dans l'interprétation des résultats à cause des interactions intermétalliques.

C'est le cas de l'accumulation du zinc par *Mytilus edulis* en présence du fer "Lobel (1981)".

Du fait de sa large distribution dans les rivières européennes, la dreissène est à la base des essais réalisés au laboratoire d'Ecologie à Metz, pour des programmes de surveillance de la contamination métallique des réseaux hydrologiques du bassin Rhin-Meuse "Nourisson et Pihan (1985)". Cette étude in situ montre un bon pouvoir de fixation du zinc et du plomb chez cette espèce et prouve la nécessité d'une expérimentation au laboratoire permettant un meilleur contrôle des conditions hydrologiques et saisonnières, ainsi qu'une prise en compte des critères physiologiques afin d'élargir la banque de données sur cet organisme en vue de son emploi comme espèce "sentinelle".

Dans ce travail, le zinc a été choisi du fait de son abondance dans l'environnement et dans les rejets industriels et sidérurgiques qui caractérisent certains affluents de la Moselle. Sa faible toxicité par rapport aux autres métaux lourds permet de poursuivre à long terme les expériences d'intoxication au laboratoire.

Le comportement des métaux lourds dans le milieu aquatique est complexe avec très souvent des phénomènes de précipitation, d'adsorption et de complexation. La phase soluble est toujours inférieure à celle prévue par l'expérimentateur.

Deux méthodes permettent de contrôler la solubilité des métaux lourds. La première consiste à faire varier les paramètres physico-chimiques du milieu : température, pH et dureté de l'eau en particulier ; ce qui aura par la suite une grande incidence sur la toxicité des métaux lourds "Bradley et Sprague (1985)". La deuxième consiste en l'utilisation d'un complexant organique qui maintient en solution les ions métalliques qu'il chélate.

Nous avons retenu l'EDTA à cause de son grand pouvoir complexant par rapport aux autres chélatants "Blust et al. (1986)".

MATERIELS ET METHODES

Les moules d'une classe de taille de 20 ± 2 mm sont récoltées dans la Moselle (caractéristiques de l'eau dans le tableau 1) et ramenées au laboratoire pour les stabuler et les acclimater pendant trois jours, aux conditions de l'expérience.

Tableau 1 : Données de quelques paramètres physico-chimiques du milieu de prélèvement des moules (Station de Velley le Sec). Eau filtrée (0,45 µ).

Paramètres	T°	pH	Dureté totale mg $CaCO_3$/l	Conductivité mS cm^{-1}	Zn dissous mg/l	Ca dissous mg/l	Fer dissous mg/l
Valeurs 05/1986	17 ± 1	8,2 ± 0,3	179 ± 6	0,15 ± 0,04	0,13 ± 0,03	0,02 ± 0,02	0,12 ± 0,03

Les essais se déroulent dans des unités dont chacune est constituée de deux bacs en polyéthylène, communiquant par un pont en PVC souple. Dans chaque bac de 18 litres, les moules sont placées sur un support en PVC rigide perforé pour faciliter la circulation de l'eau. Une pompe d'aquarium relie les deux bacs de la même unité et assure une bonne homogénéité au sein de l'unité expérimentale (Schéma 1).

L'eau utilisée est une eau de conduite déchlorée par filtration sur colonne à charbon actif et mise en réserve dans un grand bac de 300 l.

Le milieu d'expérience est oxygéné par un diffuseur d'air placé dans chaque bac.

Un thermoplongeur immergé dans chaque unité permet de maintenir la température à 19 ± 1°C, le pH est de 8,2 ± 0,4 et la dureté du milieu est de 220 ± 20 mg/l de $CaCO_3$. Le milieu de ce système dynamique fermé est changé toutes les 48 heures. La contamination du milieu d'intoxication se fait par dilution d'une solution mère d'acétate de zinc à 10 g/l acidifié à 1%.

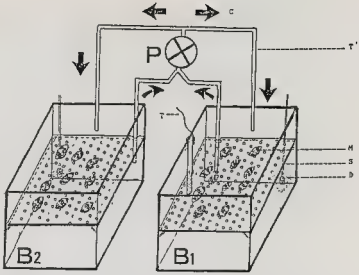


Schéma n° 1
Dispositif expérimental

B : Bac de 30 l
C : Circulation du milieu (sens)
D : Diffuseur d'oxygène
M : Moules P : Pomme
S : Support en PVC rigide (perforé)
T : Thermoplongeur T' : Tuyau

Dans une première expérience on a testé cinq concentrations en zinc : 0,25 ; 0,50 ; 1,00 ; 1,50 ; 2,00 ppm.

Dans une deuxième expérience obéissant aux mêmes conditions expérimentales, on a retenu seulement deux concentrations : 2 et 4 ppm de zinc, en utilisant simultanément l'EDTA dans les conditions suivantes :

Zinc (*1)		EDTA (*2)		$R = \frac{EDTA}{Zn}$	Identification
ppm	µmoles	ppm	µmoles		des unités
0	0	0	0	-	T
		114,0	356,0	-	T'
2	30,6	0	0	0	2
		57,0	153,0	5	2'
4	71,2	0	0	0	4
		114,0	356,0	5	4'

(*1): Acétate de zinc (*2) : Ethyle diamino-tetracétique disodique

Pendant la détoxification, on maintient les mêmes conditions tout en éliminant l'injection du zinc.

A la fin de la période d'intoxication de la deuxième expérience, on place les animaux en présence d'EDTA en transplantant un lot de moules du milieu 2 dans le milieu 2' pour y subir la détoxification, ainsi qu'un lot du milieu 4 dans le milieu 4'.

Pour l'analyse, quatre échantillons de trois moules chacun sont prélevés dans chaque unité et laissés en stabulation dans l'eau déchlorée pendant 24 heures pour assurer un autolavage homogène des parties molles. Ces dernières sont séchées pendant 48 heures à 70°C et minéralisées pendant une nuit dans 3 ml d'acide nitrique dilué à 50%.

Le zinc est dosé au spectrophotomètre d'absorption atomique en flamme modèle PERKIN ELMER 2380.

RESULTATS ET DISCUSSION

A - Bioaccumulation

Les Figures 1, 2 et 3 montrent que l'évolution du zinc dans les parties molles des dreissènes est proportionnelle aux concentrations en zinc dans le milieu d'intoxication. En présence de 2 ppm de zinc (fig. 4), on remarque un ralentissement de la vitesse d'accumulation qui s'accroît à partir du 6ème jour. Ceci suggère que les organismes ont une capacité limitée de régulation. Chez *Mytilus edulis*, l'accumulation du cadmium montre la même évolution "George et Coombs (1977) ; Gutierrez-Galindo (1980a)". Dans la première expérience et même après 28 jours d'exposition on n'observe pas de ralentissement de la vitesse d'accumulation. Afin de chercher l'existence éventuelle d'un plateau dont parle les auteurs chez d'autres organismes, la durée d'intoxication a été prolongée tout en conservant la même teneur en zinc dans le milieu (2 ppm) ou en l'augmentant à 4 ppm.

Les Figures 5 et 6 montrent qu'il y a une tendance asymptotique des courbes d'accumulation du zinc, tendance plus nette et plus significative en présence de 2 ppm de zinc par rapport à 4 ppm. En effet, le coefficient de corrélation de cette régression logarithmique est de 0,912 en présence de 2 ppm contre 0,674 en présence de 4 ppm. Le plateau de saturation est atteint pour une accumulation d'environ 1800 mg/kg en poids sec. Le niveau de ce plateau n'est pas constant car influencé par des facteurs saisonniers : lors de la première expérience en présence de 2 ppm et se déroulant au printemps, le plateau n'est pas atteint pour des teneurs de 2600 mg/kg en poids sec, alors que la deuxième expérience a été réalisée en automne. Cet effet saisonnier est lié à la variation de la qualité de l'eau.

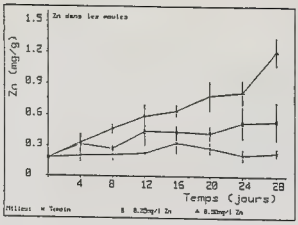
A titre de comparaison, les études d'intoxication in situ par transplantation de dreissènes sur l'Orne (affluent pollué de la Moselle) réalisées entre mai 1982 et octobre 1984, montrent que la valeur maximale atteinte est de 956 mg/kg en poids sec après 27 jours d'accumulation et de 1733 mg/kg après 55 jours "Nourisson et Pihan (1985)". Nos résultats in vitro sont très nettement supérieurs.

La cinétique d'accumulation varie selon les espèces: chez *Mytilus galloprovincialis*, Baudin (1973) obtient un plateau de saturation après 20 jours d'accumulation de zinc-65 dans le milieu naturel. Par contre, chez *Mytilus viridis*, et selon D'silva et Kureishy (1978), l'accumulation du zinc pendant cinq semaines est toujours linéaire. De plus ces auteurs ne trouvent pas de temps de latence au début du phénomène d'accumulation.

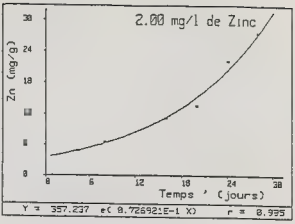
B - Relargage

Les Figures 7, 8, 9 et 10 montrent que la vitesse de relargage du zinc par les moules est beaucoup plus faible par rapport à la vitesse d'accumulation. On remarque aussi une plus grande variabilité inter-échantillon et une réponse fluctuante en fonction du temps. Après 28 jours de décontamination, les moules ont perdu environ 40% de leurs teneurs initiales en zinc. La décontamination est un phénomène lent et continu car la prolongation de la période de relargage à 40 jours (fig. 9) montre qu'au-delà de 28 jours il y a toujours une libération du zinc dans le milieu. Chez la même espèce, Bias et Karbe (1985) ont montré que le taux de relargage est nul pour le cadmium même après 6 semaines de détoxification.

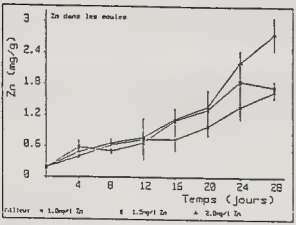
Les auteurs expliquent cette cinétique par plusieurs mécanismes. Chez *Mytilus edulis*, l'induction de la synthèse de métallothionéine dans les tissus par le cadmium expliquerait le très faible taux de relargage du cadmium "George (1983)". Chez d'autres mollusques, le zinc peut se fixer sur des métallothionéines ou sur des pigments intracellulaires où il



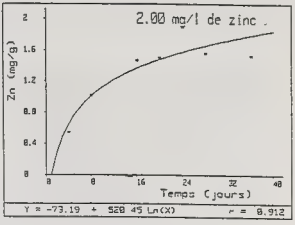
1



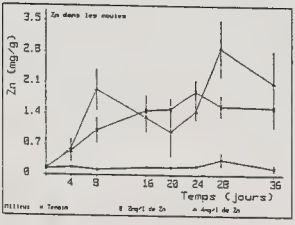
4



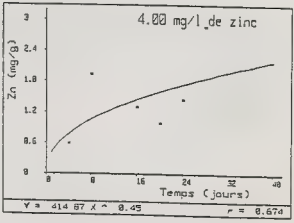
2



5



3



6

Figures 1,2,3 : Evolution des teneurs en zinc des parties molles de dreissènes au cours de l'intoxication.

Figures 4,5,6 : Evolution des teneurs en zinc des parties molles de dreissènes au cours de l'intoxication : courbe de corrélation pour les plus fortes concentrations.

se concentre sous forme de sphéro-cristaux intra ou extracellulaires "Martoja et al. (1984)".

C - Effet de l'EDTA sur l'accumulation du zinc (fig. 10, 11 et 12)

Les Figures 11 et 12 montrent qu'avec 2 ou 4 ppm de zinc dans le milieu, la présence de l'EDTA annule complètement l'accumulation du zinc par la dreissène. Ceci illustre que la fixation du zinc par les organismes dépend principalement des conditions du milieu qui règlent sa solubilité. La présence de chélatant forme, avec le zinc, un complexe EDTA-Zinc, et modifie donc sa forme minérale. La biodisponibilité du zinc se trouve très réduite. "Selon Williams (1981)", le transport du zinc à travers les barrières membranaires est lié à une identification du métal par les transporteurs protéiques. "Nelson et Donkin (1985)" ont montré que la modification de la spéciation chimique des métaux lourds influe sur leur bioaccumulation. "Selon Blust et al. (1986)" il existe une forte corrélation entre la spéciation des métaux lourds et leur liposolubilité, par exemple chez l'artemia, la présence d'EDTA réduit énormément l'accumulation du cuivre, avec parallèlement une réduction de la liposolubilité. D'autres facteurs du milieu interviennent sur cette liposolubilité des métaux lourds. "Selon Simkiss (1983)" la liposolubilité des métaux de groupe B (Zn, Cu, Cd, Hg) dépend aussi du degré de salinité, du pH et des formes complexes qu'ils forment avec les chélatants inorganiques.

La bioaccumulation, la biodisponibilité, la spéciation chimique et la liposolubilité des métaux lourds semblent être des phénomènes intimement liés.

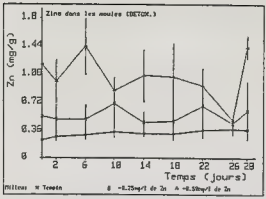
D - Effet de l'EDTA sur le relargage du zinc (fig. 13 et 14)

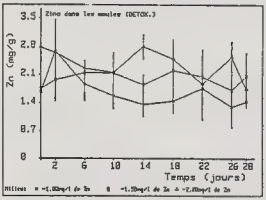
Le degré d'élimination du zinc par les moules mises en présence de l'EDTA est très fort par rapport à son élimination par les moules qui vivent dans l'eau déchlorée simple. Après 40 jours de détoxification, l'élimination du zinc se poursuit, les moules arrivent à perdre en moyenne 70% de leur teneur initiale en zinc. Il est probable qu'une détoxification totale pourrait être obtenue en prolongeant la durée de relargage au-delà de 40 jours. En effet des témoins en présence d'EDTA (fig. 10) relarguent une quantité appréciable de zinc alors que chez les moules qui vivent dans l'eau déchlorée simple, on observe même une légère augmentation de leur teneur en zinc. En fait il ne s'agit pas d'une accumulation, mais d'une perte en poids sec, car les moules sont maintenues sans nourriture pendant 75 jours. Chez des dreissènes en bon état sanitaire et dans des conditions convenables, le rapport $R = \frac{\text{Poids frais (PF)}}{\text{Poids sec (PS)}}$ est voisin de 10, or chez nos témoins sans EDTA par exemple, ce rapport chute au cours du temps (tableau 2).

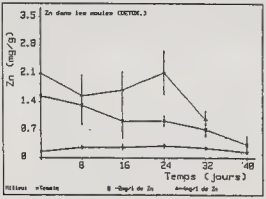
Tableau 2 : Evolution du rapport R au cours du temps chez les témoins sans EDTA (expérience 2).

Temps en jours		0	8	16	24	36
Rapport R	moyenne	10,8	12,5	13,1	17,3	12,9
	écart-type	0,4	1,4	1,1	2,8	1,8

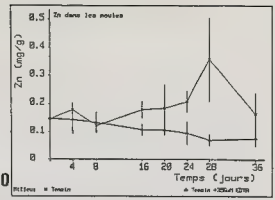
D'autres chélatants organiques tels que le dithiocarbamate et le dimercapto-propanol arrivent à mobiliser le cadmium des tissus rénaux et hépatiques du rat "Jones et al. (1986)". L'EDTA permet de mobiliser le contenu en zinc et en plomb des erythrocytes "Araki et al. (1984)". Chez *Mytilus edulis*, la présence d'EDTA dans le milieu accélère l'élimination

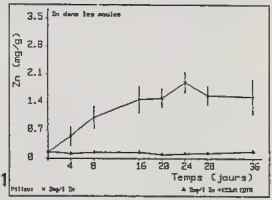


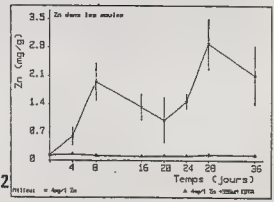




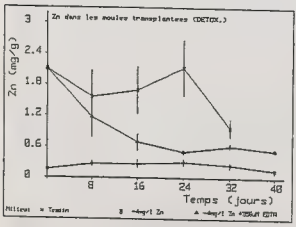
Figures 7,8,9 : Evolution des teneurs en zinc des parties molles de dreissènes au cours de la détoxification.

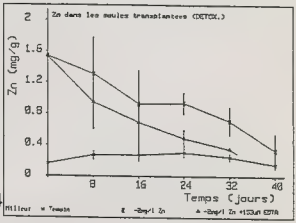






Figures 10,11,12 : Evolution des teneurs en zinc des parties molles de dreissènes au cours de l'intoxication : Effet de l'EDTA.





Figures 13,14 : Evolution des teneurs en zinc des parties molles de Dreissènes au cours de la détoxification : Effet de l'EDTA.

du cadmium par les tissus "Gutierrez-Galindo (1980b)". Cette élimination du cadmium se fait par les reins, les branchies, les viscères et par les fèces "George et Coombs (1977)".

CONCLUSIONS

Les expériences d'intoxication et de la décontamination réalisées dans les conditions expérimentales définies mettent en évidence les faits suivants :

1) La bioaccumulation du zinc est proportionnelle à la concentration du milieu en ce métal, et au temps d'exposition.

2) Le phénomène de bioaccumulation se déroule selon une cinétique présentant quatre phases :
   a) une phase d'accumulation lente qui dure moins que 7 jours en général ;
   b) une phase d'accumulation rapide et linéaire ;
   c) une phase de ralentissement très courte ;
   d) un plateau de saturation.

   La durée de ces phases dépend des concentrations testées.

3) Le relargage du zinc est proportionnel au temps de détoxification, mais il est moins rapide que l'accumulation.

4) L'EDTA ralentit ou annule la fixation du zinc par la dreissène, il accélère son élimination par les tissus.

En transposant ces données "in vitro" au comportement de la dreissène dans son milieu naturel et en la retenant comme organisme "sentinelle", on doit prendre en compte les conditions physico-chimiques des sites concernés car le risque d'une sous-estimation de contamination métallique est réel.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un contrat de recherche A.T.P. PIREN - Ecotoxicologie.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALZIEU, C., 1981. La Coquille Saint-Jacques *Pecten maximus* témoin de contamination des eaux littorales par les polychlorobiphényls. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 309 : 13 p.

ARAKI, S., AONO, H., FUKAHORI, M. et TABUKI, K., 1984. Behavior of lead and zinc in plasma, erythrocytes and urine and ALAD in erythrocytes following intravenous infusion of CaEDTA in lead workers. Archives of environmental Health, 39 (5) : 363-367.

BAUDIN, J.P., 1973. Etude expérimentale de la fixation et de l'élimination du zinc-65 par *Mytilus galloprovincialis* (LmK). C.R. Acad. Sc., Paris, t.277, Série D : 113-116.

BIAS, R. et KARBE, L., 1985. Bioaccumulation and partioning of cadmium within the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* PALLAS. Int. Revue Geo. Hydrobiol., 70 (1) : 113-125.

BLUST, R., VERHEYEN, E., DOUMEN, C. et DECLEIR, W., 1986. Effect of complexation by organic ligands on the bioavailability of copper to the Brine shrimp : *Artemia sp.* Aquatic toxicology, 8 : 211-221.

BRADLEY, R.W. et SPRAGUE, J.B., 1985. The influence of pH, water hardness, and alkalinity on the acute lethality of zinc to rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., 42 : 731-736.

D'SILVA, C. et KUREISHY, T.N., 1978. Experimental studies on the accumulation of copper and zinc in the Green mussel. Marine pollution bulletin, 9 : 187-190.

GEORGE, S.G. et COOMBS, T.L., 1977. The effects of chelating on the uptake and accumulation of cadmium by *Mytilus edulis*. Mar. biol., 39 : 261-268.

GEORGE, S.G., 1983. Heavy metal detoxification in the mussel *Mytilus edulis* of Cd. Containing Kidney granules (Tertiary lysosomes). Comp. Biochem. Physiol., 76C : 53-57.

GUTIERREZ-GALINDO, E.A., 1980a. Etude de l'accumulation du cadmium par la moule *Mytilus edulis* en présence d'EDTA Na_2 et de phosphate. Rev. Int. Oceanogr. Mèd., Tome LIX : 41-45.

GUTIERREZ-GALINDO, E.A., 1980b. Etude d'élimination du cadmium par *Mytilus edulis* en présence d'EDTA Na_2 et de phosphate. Chemosphere, 9 : 495-500.

HIYAMA, Y. et SHIMIZU, M., 1964. On the concentration factors of radioactive Cs, Sr, Cd, Zn and Cr in marine organisms. Records of oceanographic works in Japan, 7 (2) : 43-47.

IKUTA, K., 1968. Studies on accumulation of heavy metals in aquatic organisms. II. On accumulation of copper and zinc in Oysters. Bulletin of the japanese society of Scientific Fisheries, 34 (2) : 112-116.

IRLAND, M.P. et WOOTTON, R.J., 1977. Distribution of lead, zinc, copper and Mn in the marine gastropods *Thais lapillus* and *Littorina littorea* around the Coast of Wales. Envir. pollut. (12) : 27-40.

JONES, S.G., MITCHELL, W.N. et JONES, M.N., 1986. Effects of the mobilization of aged tissue cadmium by chelating agents. Journal of toxicology and environmental Health, 19 : 267-278.

LOBEL, P., 1981. Zinc in mussels from an Iron pipe. Marine Poll. Bull., 12 (12) : 410-411.

LOBEL, P., MOGIE, P., WRIGHT, D.A. and WU, B.L., 1982. Metal accumulation in four molluscs. Mar. Poll. Bull., 13 (5) : 170-174.

MARTOJA, R., 1984. La bioaccumulation de métaux. Processus physiologique normal et conséquence de la pollution. Le Courrier du CNRS, 54 : 32-37.

NELSON, A. et DONKIN, P., 1985. Processus of bioaccumulation : the importance of chemical speciation. Marine pollution Bulletin, 16 (4) : 164-169.

NOURISSON, M. et PIHAN, J.C., 1985. Répartition et passage de polluants métalliques dans divers compartiments inertes et vivants d'un cours d'eau. Rapport de Contrat. Ministère de l'environnement, 1985. N° 81370.

SIMKISS, K., 1983. Lipid solubility of heavy metals in saline solutions. J. mar. biol. Ass. U.K., 63 : 1-7.

WILLIAMS, R.J.P., 1981. Physico-chemical aspects of inorganic element transfer through membranes. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 294 (57) : 57-74.

HALIOTIS, 18 (1988) : 261-268.

EFFETS DE LA TEMPERATURE ET DE L'EXPOSITION AU ZINC DISSOUS SUR L'ACTIVITE RESPIRATOIRE DE LA MOULE D'EAU DOUCE *DREISSENA POLYMORPHA*

par

A. MOUABAD, A. MAAROUF, J.C. PIHAN

Laboratoire d'Ecologie, 1 Rue des Récollets, 57000 METZ, France

ABSTRACT : EFFECTS OF TEMPERATURE AND ZN ON THE RESPIRATORY RATE OF THE FRESHWATER MUSSEL *DREISSENA POLYMORPHA*

Oxygen consumption (VO_2) was measured between 5° and 30°C using the polarographic method in condition of aquatic rebreathing. Results show a regular increase in respiratory rate as the temperature increases. The short term effect of 4 and 6 ppm zinc concentrations was studied at 20°C after 6 and 24 hours exposure. In all cases VO_2 was found to increase in relation to control. The medium term effect of zinc was tested at concentrations of 0,25, 1 and 2 ppm. The respiratory measurements, performed after 24 hours, 1, 2 and 3 weeks exposure, show that the VO_2 increases at all concentrations. This increase appears at 24 hours and remains over the three weeks of Zn exposure. It is concluded that the change in oxygen consumption is more than an immediate or stress response and is probably the reflection of a deep change in the respiratory metabolism due to the uptake and accumulation of metal.

RESUME :

L'action de la température sur la prise d'oxygène (VO_2) de *Dreissena* a été étudiée entre 5 et 30°C par la technique polarographique en confinement aquatique (système fermé). Les résultats montrent que l'augmentation de la température ambiante provoque l'augmentation du taux respiratoire dans la gamme testée. L'effet à court terme des concentrations de 4 et 6 ppm de Zn a été étudié à 20°C après 6 et 24 heures d'exposition au métal. Dans tous les cas on note une augmentation de la VO_2 par rapport aux témoins. L'effet à moyen terme du Zn a été testé avec des concentrations de 0,25, 1 et 2 ppm. Les mesures respirométriques, faites après 24 heures, 1, 2 et 3 semaines d'exposition montrent que la VO_2 augmente à toutes les concentrations par rapport aux témoins. Cet accroissement de la VO_2 apparaît dès 24 heures et se maintient durant les 3 semaines d'exposition. On peut en conclure que cette réaction au métal n'est pas seulement un phénomène immédiat et passager (stress) mais qu'elle est le reflet d'un changement du métabolisme respiratoire causé par la prise et l'accumulation du métal.

Mots clés : Consommation d'oxygène, température, zinc, *Dreissena polymorpha*.

Key words : Oxygen consumption, temperature, zinc, *Dreissena polymorpha*.

INTRODUCTION

La pollution des milieux aquatiques par les métaux lourds constitue actuellement un problème des plus importants pour la protection de l'environnement. Les niveaux de contamination métallique des rivières près des zones de rejets industriels sont alarmants "Cappuzzo et Sasner (1977)".

Il est maintenant démontré que les métaux sont accumulés par les organismes à des niveaux beaucoup plus élevés que dans le milieu "Baudin (1985) ; Bias et Karbe (1985) ; Léglize et Crochard (1987)".

Parmi les groupes les plus étudiés, les mollusques bivalves occupent une position de choix, justifiée par leur importance économique et par leur grand pouvoir d'accumulation

des métaux "George et Pirie (1980) ; Gutierrez-Galindo (1980) ; Poulsen et al. (1982) ; Léglize et Crochard (1987)".

Toutefois les recherches concernant les effets physiologiques et comportementaux des métaux sur les bivalves sont relativement récentes et ne permettent pas encore de dégager une connaissance claire sur les mécanismes impliqués dans ces effets "Smith (1985)". Les effets sur la respiration et la filtration en constituent l'essentiel.

La présente étude porte sur l'action de la température et de l'exposition au Zn sur la consommation d'oxygène de la moule d'eau douce *Dreissena polymorpha*. Cette espèce largement répandue dans les cours d'eau européens constitue un bon indicateur d'accumulation métallique dans les organismes de ces milieux "Nourisson et al. (1985)".

MATERIELS ET METHODES

Les moules ont été récoltées dans la Moselle à la station de Villey-le-Sec. Cette station située en amont des zones de rejets sidérurgiques est très peu contaminée et est par conséquent considérée comme station témoin. Les animaux choisis sont de la classe de taille 18-22 mm.

I - ACCLIMATATION ET MAINTENANCE

1) Pour l'étude de l'action de la température sur la respiration

Les moules sont réparties en plusieurs lots dans des bacs en polyéthylène, elles sont maintenues dans de l'eau de la station en circuit dynamique fermé ; l'eau est changée toutes les 48 heures afin de renouveler l'apport en nourriture planctonique. Les expériences devant se dérouler à 5, 10, 15, 20, 25 et 30°C, les moules sont amenées à la température voulue par une variation régulière et quotidienne de ± 5°C à partir de la température de récolte. Trois jours avant les mesures, les moules sont mises à jeûner dans de l'eau de conduite déchlorée qui est le milieu où les mesures sont faites (pH 8,1 ± 0,4 ; dureté 200 ± 5 mg $CaCO_3$/l).

2) Pour l'étude de l'action du Zn sur la consommation d'oxygène

Les moules sont acclimatées à la température de 20°C pendant 6 jours pour le court terme et pendant 3 jours pour le moyen terme. Cette phase ainsi que celle de l'intoxication est faite dans de l'eau de conduite déchlorée.

II - EXPOSITION AU ZINC

1) Expériences à court terme

Quatre lots de dix moules sont mis chacun dans dix litres d'eau dans des bacs en polyéthylène. L'exposition au zinc se fait selon le protocole suivant :

lot n° 1 : 4 ppm de Zn pendant 6 heures
lot n° 2 : 4 ppm de Zn pendant 24 heures
lot n° 3 : 6 ppm de Zn pendant 6 heures
lot n° 4 : 6 ppm de Zn pendant 24 heures.

Les mesures respirométriques sont effectuées avant et après l'exposition, à 20°C. Elles portent chacune sur un groupe de 2 moules.

2) Expériences à moyen terme

Quatre lots de soixante moules sont mis chacun dans trente litres d'eau dans des bacs en polyéthylène. Les concentrations en Zn utilisées sont de 0, 0,25, 1 et 2 ppm, le milieu est renouvelé toutes les 48 heures pour pallier à la diminution de la concentration due à la précipitation du métal. L'expérience dure trois semaines, sans nourriture.

Les mesures respirométriques sont effectuées après 24 heures, 1, 2 et 3 semaines d'exposition, à la température de 20°C. Après les mêmes périodes, la teneur en Zn dans les moules est dosée afin d'estimer le degré d'accumulation du métal ; pour cela les parties molles sont séchées à 70°C pendant 48 heures, minéralisées dans l'acide nitrique à 50% et dosées par spectrophotométrie d'absorption atomique à flamme (Perkin Elmer Modèle 2380).

III - CALCUL DE LA VO_2

La consommation d'oxygène (VO_2) est mesurée par la technique polarographique en confinement aquatique. Le dispositif comprend une électrode à oxygène (Radiometer E 5040/0) et un analyseur de pression d'oxygène (Radiometer pHm 73). Celui-ci est relié à un enregistreur potentiométrique à haute sensibilité (Radiometer REA 112) (fig. 1).

La VO_2 est calculée à partir de la formule suivante "Lenfant (1961)" :

$$VO_2 = \frac{\alpha . \Delta PO_2 . V}{760\ t . P} \quad \text{où}$$

VO_2 = taux de consommation d'oxygène en $mgO_2.h^{-1}.g^{-1}$

α = solubilité de l'O_2 à température et pression données, en mgO_2/l

ΔPO_2 = écart de pression d'oxygène choisi pour le calcul, en mm Hg

V = volume du respiromètre, en l

p = poids sec des parties molles, en grammes

t = temps correspondant à ΔPO_2, en heures.

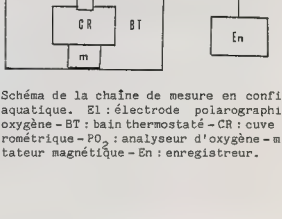


Fig.1 : Schéma de la chaîne de mesure en confinement aquatique. El : électrode polarographique à oxygène - BT : bain thermostaté - CR : cuve respirométrique - PO_2 : analyseur d'oxygène - m : agitateur magnétique - En : enregistreur.

RESULTATS

I - ACTION DE LA TEMPERATURE SUR LA CONSOMMATION D'OXYGENE CHEZ *DREISSENA*

La figure 2 montre que la VO_2 de *Dreissena* augmente avec la température. Entre 5 et 30°C, la VO_2 est multipliée par un facteur de 9. L'analyse de variance (α = 0,05) montre que cette élévation de la VO_2 est significative. Les moyennes ont été comparées 2 à 2 par le test t de Student, les différences entre elles sont toutes significatives.

Les variations de la VO_2 en fonction de la température sont bien montrées par les valeurs du Q3 (Tableau 1) qui est le rapport $\frac{VO_{2i}}{VO_{2i-1}}$ établi pour chaque écart de 3 degrés selon la méthode de Woynarovich (1961).

La VO_2 croît rapidement de 4 à 7°C, assez rapidement entre 7° et 10°C puis entre 10° et 28°C l'augmentation est quasi régulière. De ces variations, on peut déduire, conformément aux conclusions de Woynarovich (1961), que pour *Dreissena* entre 10° et 28°C il n'y a

pas d'effet physiologique qui pourrait altérer l'augmentation régulière de la consommation d'oxygène ; cette gamme de température est physiologiquement favorable à l'espèce. Nous avons donc retenu la température de 20°C pour les expérimentations d'exposition au zinc.

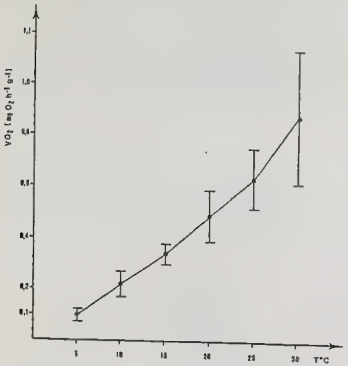


Fig. 2 : Consommation d'oxygène en fonction de la température.

Tableau I : Valeurs du Q3

Ecart de température (°C)	Q3	Q3 selon Woynarovich 1961
1-4 *	-	1,76
4-7	1,87	1,43
7-10	1,57	1,33
10-13	1,27	1,36
13-16	1,28	1,26
16-19	1,24	1,25
19-22	1,21	1,23
22-25	1,17	1,21
25-28	1,21	1,28

* la valeur de la VO_2 est extrapolée de la fig. 2.

II - EFFETS DE L'EXPOSITION AU ZINC SUR LA VO_2

1) Effets à court terme

Tableau II : VO_2 des lots exposés à 4 et 6 ppm de Zn pendant 6 et 24 heures

Concentrations en Zn (ppm)	Durée de l'exposition (heures)	VO_2 ($mgO_2.h^{-1}.g^{-1}$) (moyennes ± SD) avant l'exposition (Témoins)	VO_2 ($mgO_2.h^{-1}.g^{-1}$) (moyennes ± SD) après l'exposition	Variation de la VO_2 (%)	Nombre de répétitions
4	6 h	0,456 ± 0,113	0,681 ± 0,278	+ 49,3%	6
	24 h	0,410 ± 0,117	0,519 ± 0,119	+ 26,6%	7
6	6 h	0,373 ± 0,132	0,495 ± 0,123	+ 32,7%	6
	24 h	0,445 ± 0,070	0,637 ± 0,166	+ 43,1%	8

Le tableau II montre les effets de 4 et 6 ppm de Zn sur la VO_2 de *Dreissena*. Les résultats avant et après l'exposition au métal ont été analysés et comparés par le test t de Student.

Dans tous les cas, par rapport aux résultats avant l'exposition au métal, ceux obtenus après l'exposition montrent un accroissement de la consommation d'oxygène des lots expérimentés.

L'action de 4 et 6 ppm après 6 heures n'est significative qu'au seuil de 15% ; par contre après 24 heures d'exposition, le changement de la VO_2 est significatif au seuil de 10% pour 4 ppm et 5% pour 6 ppm.

2) Effets à moyen terme

La Figure 3 représente la VO_2 en fonction des concentrations en Zn et du temps d'exposition. L'action du Zn se traduit par un accroissement de la VO_2 par rapport aux témoins.

- Après 24 heures : l'augmentation pour 0,25 et 1 ppm n'est pas significative ; elle l'est par contre pour 2 ppm.

- Après 1, 2 et 3 semaines : mise à part l'action de 4 ppm à 1 semaine et de 2 ppm à 2 semaines, toutes les augmentations observées durant l'expérience sont significatives par rapport aux témoins (α = 0,05).

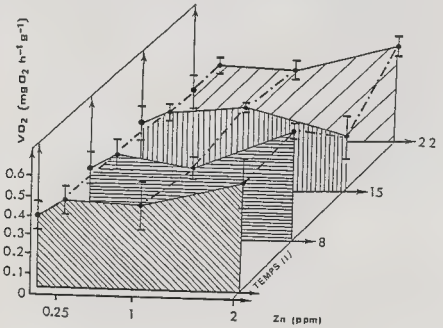


Fig. 3 : Consommation d'oxygène en fonction de la teneur du milieu en Zinc et du temps d'exposition.

Tableau III : Accumulation du Zinc dans *Dreissena* au cours de l'expérience à moyen terme

Exposition (ppm Zn)	Teneurs en zinc (mg/kg de poids sec)			
	24 h	1 semaine	2 semaines	3 semaines
0	192 ± 52	208 ± 52	328 ± 101	285 ± 52
0,25	224 ± 17	271 ± 29	437 ± 55	479 ± 95
1	300 ± 52	619 ± 52	733 ± 212	978 ± 162
2	350 ± 50	659 ± 82	1134 ± 186	1347 ± 328

Le tableau III montre les concentrations de Zn bioaccumulé par les moules aux périodes correspondant aux mesures respirométriques, les teneurs en métal croissent avec le temps pour la même concentration. Il y a une corrélation positive entre les teneurs observées et la concentration en Zn dans le milieu. L'augmentation des teneurs en zinc chez les témoins n'est qu'apparente, elle vient du fait que le poids des moules diminue avec le temps sous l'effet du jeûne ce qui provoque une surévaluation des concentrations en zinc après 2 et 3 semaines d'expérience. La diminution du poids des témoins est montrée par le rapport $\frac{\text{Poids frais}}{\text{Poids sec}}$ qui augmente avec le temps ; au premier jour il est de 10,9 alors qu'au 22e jour il est de 14,6.

DISCUSSION

L'interprétation des changements de l'intensité respiratoire induits par les métaux est compliquée par le fait que ces changements diffèrent d'un métal à l'autre, d'une espèce à l'autre et souvent selon les conditions expérimentales "Thurberg et al. (1974) ; Watling (1981)". L'effet du zinc constaté dans cette étude est opposé à celui du cuivre sur la respiration de *Mytilus* "Brown et Newell (1972) ; Scott et Major (1972) ; Manley (1983)". En effet, Brown et Newell ont trouvé que la VO_2 de l'animal intact et du tissu branchial est diminuée par 500 ppm de Cu immédiatement après l'addition du métal, alors que 500 ppm de Zn n'a pas d'effet sur la VO_2 du tissu branchial. Manley (1983) attribue la diminution de la VO_2 de *Mytilus* exposé à 0,2 ppm de Cu à la fermeture des valves puisque, à cette concentration, le seuil de détection du cuivre par cette espèce est dépassé. Nos résultats sont par contre en accord avec ceux de Thurberg et al. (1974, 1975) qui ont trouvé que 0,1, 0,5 et 1 ppm de Ag^+ provoquent une augmentation de la VO_2 chez cinq bivalves dont *Mytilus edulis* et *Crassostrea virginica*. Engel (1979) rapporte la même constatation sur la branchie de *Crassostrea virginica* exposée à 0,1 ppm Cu et 0,6 ppm Cd. Ce résultat pour le cuivre, en désaccord avec celui de Manley (1983), s'explique par le fait que l'expérience est faite sur le tissu branchial donc sans intervention de la fermeture des valves.

Nos observations sur le comportement de filtration de *Dreissena* exposée au zinc montre qu'il y a un changement du rythme d'émission des courants exhalents mais pas de fermeture des valves "Mouabad (1986)". L'hypothèse la plus vraisemblable est que les altérations physiologiques provoquées par la prise de métal induisent un accroissement des dépenses énergétiques augmentant ainsi la demande métabolique en oxygène. Ces altérations sont par exemple celles signalées par George et Pirie (1980) et qui conduisent à la production excessive de mucus chez *Mytilus* exposé au zinc. Ces auteurs ont montré que le zinc absorbé par la branchie et l'intestin est rapidement transporté vers le rein où des vésicules membranaires se forment pour l'isoler des autres compartiments cellulaires en vue de son élimination par exocytose ou par formation de saillies qui se détacheront emportant avec elles les granules métalliques concentrés. Ces phénomènes métaboliques actifs seraient selon notre hypothèse à l'origine de l'accroissement de la VO_2 des moules exposées au zinc.

Plus d'études doivent être entreprises sur les effets du zinc sur la respiration de la moule d'eau douce, notamment en fonction des variations des facteurs physico-chimiques du milieu et des stades de développement de l'animal. Cependant il est certain que toute altération de la respiration due à la pollution métallique (accroissement ou réduction) est signe de la mauvaise condition physiologique de l'organisme ; elle peut être néfaste au niveau de la population et, à terme, perturber l'écosystème.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un contrat de recherche A.T.P. PIREN-Ecotoxicologie.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAUDIN, J.P., 1985. Accumulation simultanée par les voies directe et trophique du ^{65}Zn par *Cyprinus carpio* L. (Pisces, Cyprinidae). Ecol. Appl., 6 : 259-268.

BIAS, R. et KARBE, L., 1985. Bioaccumulation and partitioning of Cd within the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas. Int. Revue Geo. Hydrobiol., 70 : 113-125.

BROWN, B.E. et NEWELL, R.C., 1972. The effect of Copper and Zinc on the metabolism of the mussel *Mytilus edulis*. Mar. Biol., 16 : 108-118.

CAPPUZZO, J.M. et SASNER, J.R., 1977. The effect of chromium on filtration and metabolic activity of *Mytilus edulis* L. and *Mya arenaria* L. In "Physiological Responses of Marine Biota to Pollutants", VERNBERG, F.J., THURBERG, F.P. et VERNBERG, W.B. (eds), Academic Press, New York : 225-237.

ENGEL, D.W., 1979. Copper and Cadmium induced changes in the metabolism and structure of molluscan gill tissue. In "Marine Pollution : Functional Responses" VERNBERG, W.B., THURBERG, F.P., CALABRESE, A. et VERNBERG, F.J. (eds), Academic Press, New York : 239-256.

GEORGE, S. et PIRIE, B.J.S., 1980. Metabolism of zinc in mussel *Mytilus edulis* (L.) : A combined ultrastructural and biochemical study. J. mar. biol. Ass. U.K., 60 : 575-590.

GUTIERREZ-GALINDO, E.A., 1980. Etude de l'élimination du cadmium par *Mytilus edulis* en présence d'EDTA et de phosphate. Chemosphere, 9 : 495-500.

LEGLIZE, L. et CROCHARD, C., 1987. Vérification expérimentale du choix de *Dreissena polymorpha* (PALLAS) comme bioindicateur de contamination métallique. Naturaliste Canadien (sous presse, C.I.L.E.F. 1987).

LENFANT, C., 1961. A method for measuring VO_2 and VeO_2 of very small sea animals. J. Appl. Physiol., 16 : 768-770.

MANLEY, A.R., 1983. The effects of copper on the behaviour, respiration, filtration and ventilation activity of *Mytilus edulis*. J. mar. biol. Ass. U.K., 63 : 205-222.

MOUABAD, A., 1986. Etude de l'activité respiratoire et filtrante de la moule d'eau douce *Dreissena polymorpha* en présence de zinc. Mém. DEA, Univ. de Metz, 61 p.

NOURISSON, M. et PIHAN, J.C., 1985. Répartition et passage de polluants métalliques dans divers compartiments inertes et vivants d'un cours d'eau. Rapport Convention Ministère de l'Environnement n° 81 370, Labo. Ecologie, Univ. Metz.

POULSEN, E., RIISGARD, H.U. et MOHLENBERG, F., 1982. Accumulation of cadmium and bioenergetics in the mussel *Mytilus edulis*. Mar. Biol., 68 : 25-29.

SCOTT, D.M. et MAJOR, C.W., 1972. The effect of copper (II) on survival, respiration and heart rate in the common blue mussel *Mytilus edulis*. Biol. Bull., Mar. Biol. Lab, Woods Hole, Mass., 143 : 679-688.

SMITH, J.R., 1985. Copper exposure and ciliary function in gill time of *Mytilus californianus*. Bull. Environ. Contam. Toxicol., 35 : 556-563.

THURBERG, F.P., CALABRESE, A. et DAWSON, M.A., 1974. Effects of silver on oxygen consumption of bivalves at various salinities. In "Pollution and Physiology of Marine Orga-

nisms", VERNBERG, F.J. et VERNBERG, W.B. (eds), Academic Press, New York : 67-78.

THURBERG, F.P., CABLE, W.D., DAWSON, M.A., MACINNES, J.R. et WENZLOFF, D.R., 1975. Respiratory response of larval, juvenile, and adult surf clams, *Spisula solidissima*, to silver. In "Respiration of Marine Organisms". CECH, J.J., BRIDGES, Jr.D.W. et HORTON, D.B. (eds), Trigom Publ. S. Portland, ME : 41-52.

WATLING, H., 1981. The effects of metals on mollusc filtering rates. Trans. Roy. Soc. S. Afr., 44 : 441-451.

WOYNAROVICH, E., 1961. The oxygen consumption of the *Dreissena polymorpha* (Lamellibranchiata) at different temperatures. Annal. Biol. Tihany, 28 : 211-216.

HALIOTIS, 18 (1988) : 269-281.

ACCUMULATION DE POLYCHLOROBIPHENYLES (PCB) DANS LA COQUILLE DES BIVALVES MYTILIDAE

par

Mathieu POULICEK, Jean-Pierre THOME et Murielle LOUVET

Laboratoires de Morphologie, Systématique et Ecologie animales
(Prof.Ch.JEUNIAUX), Institut de Zoologie, Université de Liège,
22, Quai van Beneden, B-4020 LIEGE (Belgique).

ABSTRACT : POLYCHLORINATED BIPHENYLS ACCUMULATION IN THE SHELLS OF MYTILIDS BIVALVES

Our goal when analysing PCB in mollusk shells is to verify if this structure is able to accumulate polychlorinated biphenyls, moreover as suspension-feeders like Mytilids are most suceptible to heavy contamination and also as mollusk shells are known to keep the "ecotoxicological record" of the area where they are living.

Total PCB estimations by high resolution gas chromatography in Mytilid shells showed very high contaminations, ranging from 1.3 up to 10.7 µg/g shell. The less contaminated shells were sampled from areas well apart from any industrial setting (Corsica, Maldives islands, antarctic), the most contaminated arising from more industrial areas (California, belgian coast). The case of *Bathymodiolus* (from abyssal hydrothermal vents) is discussed apart.

In order to determine the type of contaminating mixtures, we applied a new chromatographic fingerprint analysis method basing on Kendall rank correlation test (applied to 14 individual compounds quantitation) followed by a similarity dendrogram generation. This method allows the determination of a signification level of the similarity index.

Using this method, we were able to suspect the contamination of Indian ocean Mytilids by AROCLOR 1260 (or a similar mixture) whereas shells of species coming from anywhere else are contaminated by AROCLOR 1254. AROCLOR 1242 was never found in significative amounts in our Mytilid shells samples.

RESUME :

Notre but en analysant les biphényles polychlorés dans les coquilles de bivalves est de vérifier si cette structure peut servir de site d'accumulation de PCB, ceci compte-tenu du fait que les organismes filtrants sont les plus suceptibles de se contaminer rapidement et que, de plus, la coquille des mollusques est suceptible de garder l'empreinte de "l'histoire écotoxicologique" du site.

Le dosage des PCB totaux par chromatographie en phase gazeuse à haute résolution dans des extraits de coquilles de *Mytilidae* a révélé des teneurs importantes, variant de 1.3 à 10.7 µg par gramme de coquille. Les coquilles les moins contaminées proviennent de sites éloignés de centres industriels (Corse, Îles Maldives, antarctique), les plus contaminées proviennent de sites plus industrialisés (Californie, côte belge). Le cas particulier de *Bathymodiolus thermophilus* (sources hydrothermales abyssales) est discuté.

Afin de tenter de déterminer le type de mélange contaminant, nous avons appliqué une méthode d'analyse d'empreinte chromatographique utilisant la corrélation de rangs de Kendall basée sur la quantification précise de 14 composés, suivie d'une visualisation des similitudes par dendrogramme. Cette approche autorise la détermination d'un seuil de signification aux rapprochements mis en évidence. Cette méthode nous a permis de suspecter la contamination des *Mytilidae* de l'océan Indien par de l'AROCLOR 1260 (ou un mélange similaire) alors que les coquilles des espèces d'autres provenances sont plutôt contaminées par de l'AROCLOR 1254. L'AROCLOR 1242 ne se retrouve pas de manière significative dans nos échantillons.

Mots clés : PCB, Biphényles polychlorés, Aroclor, Chromatographie, Empreinte chromatographique, Coquille, Mytilidae.

Key words : PCB, Polychlorinated biphenyls, Aroclor, Chromatography, Chromatographic fingerprint, Shell, Mytilidae.

INTRODUCTION

Les PCB constituent une catégorie de composés aromatiques chlorés qui ont trouvé de très nombreuses applications industrielles depuis le début de ce siècle. Les caractéristiques physicochimiques les plus remarquables des PCB sont leur stabilité thermique, leur résistance à l'oxydation et surtout leurs remarquables qualités diélectriques qui en font d'excellents agents isolants "HUTZINGER (1974)". De par ces propriétés, ils ont été largement utilisés dans l'industrie plastique (élastomères, adhésifs, peintures,...). Ils fournissaient d'excellents lubrifiants largement diffusés dans les systèmes hydrauliques, les turbines et les pompes à vide. Actuellement ils ne sont plus employés que comme isolants électriques (transformateurs, condensateurs,...).

Les PCB qui furent les plus utilisés sont les AROCLOR 1254 et 1260 (biphényles avec respectivement 54 et 60 % de chlore par molécule, commercialisés par la firme Monsanto) et ils se retrouvent dans tous les produits mentionnés ci-dessus. D'autres mélanges sont commercialisés sous différentes appellations : CLOPHEN (Bayer, Allemagne), PHENOCLOR et PYRALENE (Prodelec, France),...

La solubilité des PCB dans l'eau est faible et inversément proportionnelle à leur contenu en chlore. Les molécules les plus chlorées (telles celles composant les AROCLOR 1254 et 1260) sont donc parmi les moins hydrosolubles "HAQUE et al. (1974)". Ces composés sont, en outre, aisément adsorbés sur différents substrats. Puisque le transport athmosphérique semble être la voie principale d'entrée des PCB dans l'environnement - ils sont transportés soit sous forme d'aérosols, soit adsorbés sur des particules "NISBET et SAROFIM (1972)" ; "LAFONTAINE et DELFORGE (1979)" ; "THOME et al. (1987)" - il en résulte que ces AROCLOR sont les plus suceptibles de se rencontrer dans l'environnement. De par leurs propriétés chimiques (liposolubilité et résistance à la dégradation), ils s'accumulent dans les chaînes trophiques et sont largement distribués dans l'environnement. En effet, très stables, ils ne sont dégradés que très lentement par voie photochimique ou par les organismes vivants "HUTZINGER (1974)". Mais ces processus s'appliquent essentiellement aux PCB les moins chlorés. Les autres, par leur faible hydrosolubilité, leur poids spécifique élevé et leur tendance à être adsorbés sur des particules organiques et inorganiques, vont finalement se retrouver en grande partie au niveau des sédiments au fond des rivières, des lacs et des océans "NISBET et SAROFIM (1972)"; EISENRISK et al. (1979)" ; "RAMADE (1979)".

La contamination des eaux continentales par les PCB entraîne inévitablement la pollution du littoral et des océans qui constituent le réceptacle terminal des dérivés de synthèse inhérents aux activités humaines. La plupart des informations dans ce domaine concerne cependant le degré de contamination d'animaux marins appartenant aux niveaux trophiques supérieurs. A l'inverse, les renseignements relatifs à l'importance de la contamination des organismes appartenant aux niveaux trophiques inférieurs sont excessivement rares. Or une théorie largement éprouvée en écotoxicologie veut que les résidus soient bioaccumulés le long des chaînes trophiques. Si cette idée est confirmée par de nombreux travaux en milieu terrestre, il n'en va pas toujours de même dans les écosystèmes aquatiques où la quantité de toxique absorbée par les animaux par prise directe au travers des surfaces d'échange est largement supérieure à celle absorbée avec la nourriture "THOME (1986)" ; "Van DAELE et THOME (1986)".

Si l'on veut tenter de compléter ce manque de données, les mollusques bivalves occupent une place de choix parmi les organismes marins des niveaux trophiques inférieurs :

leur caractère filtrant les maintient en contact direct avec la matière en suspension, la plus susceptible de s'être chargée en PCB. De plus, des populations très denses peuvent se retrouver aux embouchures des fleuves et dans les zones plus ou moins eutrophisées et touchées par l'industrialisation et les activités humaines. Enfin, à la différence de mesures ponctuelles dans un milieu donné, ces organismes intègrent et "enregistrent" l'histoire du site sur lequel ils se développent. Dans ce travail, notre but est de voir si la coquille peut servir de site d'accumulation de PCB, ceci compte-tenu du fait que la coquille est bien connue pour conserver la trace d'éventuelles variations de l'environnement.

MATERIEL ET METHODES

Choix du matériel expérimental

Nous avons choisi de travailler sur la coquille des *Mytilidae* dont l'abondance, la répartition mondiale et le mode de vie généralement côtier (donc proche des sources éventuelles de contamination par apports terrigènes) se prêtent bien à cette première approche.

Les coquilles ont été isolées et conservées à sec dès la récolte.

Provenance du matériel
+ *Mytilus edulis*, milieu intertidal, La Panne (côte belge, mer du Nord)
+ *Mytilus edulis*, Long Beach Pier (Los Angeles, océan Pacifique).
+ *Mytilus galloprovincialis*, prof. -15 m, baie de Calvi (Corse, mer Méditerranée).
+ *Perna viridis*, prof. -5 m, atoll de Male (îles Maldives, océan Indien).
+ *Bathymodiolus thermophilus*, prof. -3620 m, site hydrothermal 13°N, (océan Pacifique).
+ *Laternula elliptica*, îles Signy (océan antarctique).

Extraction et dosage des PCB

L'extraction et le dosage des PCB ont été réalisés sur des coquilles finement pulvérisées à sec, non débarassées des couches périostracales et non décalcifiées (entre 300 et 600 mg PS par échantillon, sauf *Laternula*, 1500 mg PS). Le matériel est homogénéisé dans un mélange méthanol-hexane (50/50 V/V, volume final 5 ml) à l'aide d'un homogénéiseur de type Vortex pendant 2 min, puis centrifugé à 1500 G (15 min). Le surnageant est récupéré et le culot est à nouveau extrait par le même procédé avec 5 ml d'acétone. Les 10 ml d'extraits sont évaporés à sec sous un flux de N_2. Les extraits sont repris dans 1 ml d'hexane et purifiés sur microcolonnes de Florisil activées à l'aide de 2 ml d'hexane-diéthyléther (50/50) et 2 ml d'hexane. Les PCB sont élués de la colonne (avec les pesticides organochlorés) au moyen de 2 ml d'hexane et ensuite de 2 ml d'hexane-diéthyléther (50/50). L'extrait purifié est ensuite évaporé sous N_2 de façon à être concentré dans 1 ml d'extrait.

Un microlitre d'extrait est analysé par chromatographie en phase gazeuse à haute résolution sur un chromatographe Carlo Erba 4130 muni d'un détecteur à capture d'électrons (Ni^{63}). Les analyses ont été réalisées à l'aide d'une colonne capillaire en silice fondue garnie d'un film de 0.12 µm de SE654 (phase chimiquement liée) et d'une longueur de 25 m pour un diamètre intérieur de 0.25 mm. La séparation optimale des composés organohalogénés était obtenue grâce à une programmation des températures allant de 60° à 240°C à raison de 5°C par minute. La pression de gaz vecteur (H_2) est de 0.4 bar, ce qui assure un débit de 1ml par

minute. Le gaz make-up est de l'argon-méthane (90/10) dont le débit est ajusté à 30 ml par minute.

Interprétation des résultats.

L'analyse des résultats relatifs au dosage des biphényles polychlorés est complexe: en réalité, les "concentrations en PCB" devraient être obtenues à partir de la sommation des concentrations individuelles de chaque congénère. Or il existe 209 congénères et isomères possibles de biphényles chlorés. Idéalement, il conviendrait donc de quantifier séparément chaque composé. La calibration rigoureuse des 209 composés, si elle est théoriquement réalisable, n'a encore, à notre connaissance, jamais été rapportée. De plus il n'y a actuellement qu'environ 80 congénères et isomères de PCB disponibles dans le commerce à des fins de calibration. Dans la pratique, les analyses sont considérablement simplifiées en réalisant des approximations à différents niveaux, dont dépendra naturellement la fiabilité des analyses "THOME (1986)".

Une méthode couramment utilisée consiste à exprimer les concentrations de PCB sous forme d'AROCLOR, en se basant seulement sur l'identification des 4 ou 5 plus grands pics caractéristiques de ces mélanges, correspondant à des biphényles tetra-, penta- et hexachlorés (les plus fréquemment rencontrés dans l'environnement). Cette façon de procéder n'est évidemment fiable qu'à partir du moment où, d'une part les proportions des différents congénères entrant dans la composition d'un AROCLOR sont constantes et, d'autre part, que l'empreinte chromatographique des PCB détectés dans un extrait est directement comparable à un AROCLOR (ce qui n'est peut être pas toujours notre cas). Si "STEICHEN et al. (1982)" ont démontré la constance de composition des AROCLOR, il est parfois bien difficile de déterminer avec précision par rapport à quel AROCLOR (1242, 1254, 1260,...) il convient d'exprimer les résultats "THOME (1984, 1986)".

C'est dans le but de résoudre ce problème que divers chercheurs ont développé une méthode statistique d'identification des mélanges de PCB à partir de la quantification de 30 composés individuels dans les extraits (repris dans le tableau 1). Par exemple, "DeALENCASTRO et al. (1985)" ont développé une méthode basée sur un indice de similitude permettant de déterminer l'origine des PCB retrouvés dans des eaux résiduaires. Toutefois cette méthode ne permet pas de tester le niveau de signification des ressemblances observées entre échantillons et mélanges étalons.

Une autre méthode relevant du même type d'approche a été mise au point dans notre laboratoire, basée sur la quantification précise de 14 composés caractéristiques des AROCLOR 1242, 1254 et 1260 (repris dans le tableau 2). En effet, dans la majorité des problèmes de ce type, on peut utiliser une méthode d'approche très générale consistant à établir d'abord un modèle global de similitude à partir des données brutes. Dans notre cas, les données brutes seront constituées par le rapport sur le chromatogramme de la surface des 14 pics envisagés, à la surface totale des pics considérés (Tableau 2), et ceci pour chacun des échantillons et des mélanges étalons à comparer. Dans un second temps, la matrice brute est interprétée à l'aide de techniques plus ou moins sophistiquées, choisies en fonction de la nature des données et du but poursuivi. Dans notre cas, nous avons appliqué à cette matrice de données brutes le test de corrélation de rangs de Kendall "DAGNELIE (1969)" ; "DIDAY et al. (1982)". Ce test non paramétrique nous permet de comparer les profils chromatographiques des échantillons analysés à ceux des mélanges étalons, avec comme avantage sur les autres méthodes, celui d'

autoriser une évaluation du niveau de signification des ressemblances ainsi détectées "THOME en préparation". Ces ressemblances ont été visualisées sous forme de cladogrammes en utilisant les algorithmes de Kulczinski ou de Gower "LEGENDRE (1979)".

RESULTATS ET DISCUSSION

Les profils des chromatogrammes des solutions étalons et des échantillons analysés sont représentés dans les figures 1 et 2. Les valeurs pondérales calculées à partir de ces chromatogrammes sont reprises dans le tableau 1.

TABLEAU 1 : Distribution des différents isomères et congénères de biphényles polychlorés (30 pics pris en compte) dans les échantillons analysés : valeurs pondérales

IUPAC N°	Bathymodiolus thermophilus Oc. Pacifique site 13°N	Perna viridis Oc.Indien Iles Maldives	Mytilus galloprovinc. Méditerranée B.de Calvi	Mytilus edulis Oc.Pacifique Californie	Mytilus edulis Mer du Nord La Panne
28	264 pg/µl	-	-	100 pg/µl	36 pg/µl
62	137	-	-	114	50
44	60	-	-	35	35
64	93	-	-	36	-
70	59	-	10	44	20
95	662	-	151	420	250
92	72	-	-	66	11
101+84	73	19	22	70	36
99	16	-	-	40	17
97	18	-	6	31	15
110	139	39	69	222	102
135	57	13	7	13	13
149	210	53	28	-	50
118	79	16	15	-	86
153	243	70	40	80	65
105	35	-	-	126	27
138	233	61	37	103	63
187	230	54	22	33	40
183	67	17	6	11	11
128	33	-	-	37	14
177	85	14	5	16	10
156	46	-	-	19	-
171	15	-	-	16	10
172	24	-	-	-	-
180	192	39	17	35	33
170	194	31	45	31	31
201	36	6	-	4	5
196	42	5	-	4	6
Total	3414 pg/µl	437 pg/µl	480 pg/µl	1706 pg/µl	1016 pg/µl
*Val.corr.	5530 "	705 "	774 "	2752 "	1639 "
Echant.	10.7 µg/g	1.97 µg/g	1.30 µg/g	7.4 µg/g	3.2 µg/g

* Valeurs corrigées en fonction du rendement d'extraction mesuré.

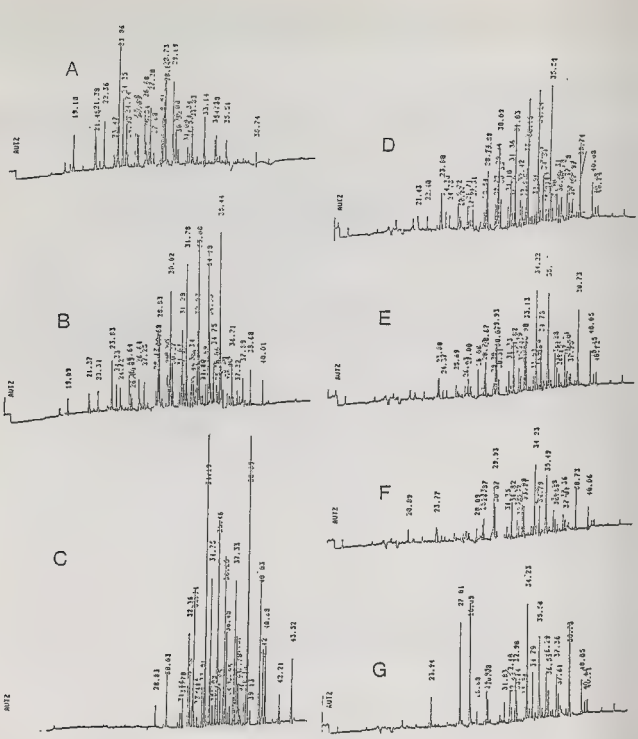


Fig. 1 : Chromatogrammes des extraits de coquilles de Mytilidae comparés aux mélanges étalons.

A : AROCLOR 1242, 3 ng/µl ; B : AROCLOR 1254, 3 ng/µl ; C : AROCLOR 1260, 1 ng/µl ; D : *Mytilus edulis*, Calif., 437.3 mg ; E : *Mytilus edulis*, côte belge, 505.1 mg ; F : *Mytilus galloprovincialis*, m. Méditerr., 592.6 mg ; G : *Perna viridis*, oc. Indien, 357.3 mg.

Les PCB sont présents dans tous les échantillons analysés à l'exception de la coquille de *Latarnula elliptica*. La contamination des coquilles apparaît même très importante, de 1 à 10 $\mu g\ g^{-1}$ de PS, soit 2 à 10 fois plus que les échantillons de *Mytilidae* australiens analysés par "RICHARDSON et WAID (1983)". Ces auteurs, travaillant sur les "parties molles" des mollusques récoltés à différents endroits (parfois très fortement contaminés par la présence d'industries toutes proches) du détroit de Bass (sud de l'Australie) rapportent des valeurs comprises entre 14 et 930 $ng\ g^{-1}$ de PS, avec des valeurs moyennes comprises entre 100 et 350 $ng\ g^{-1}$ de PS (en utilisant les mêmes techniques d'extraction et de dosage, mais avec un seuil de détection nettement plus élevé, de 10 $ng\ g^{-1}$ de PS contre moins de 0.5 $ng\ g^{-1}$ de PS dans notre cas). Des valeurs de cet ordre ont été couramment rapportées dans d'autres régions, concernant la contamination des mollusques marins (bivalves ou non) par les PCB "COWAN (1981)";"KIHLSTROM et BERGLUND (1978)";"MOWRER et al. (1977)";"STEINKEN et ROLLWAGEN (1979)". A notre connaissance, seuls "DUSTMAN et al. (1971)" rapportent des teneurs en PCB du même ordre que celles que nous rapportons ici (2 à 3 $\mu g\ g^{-1}$ de PS dans des huitres d'Escambia Bay, en Floride). On pourrait expliquer les valeurs élevées trouvées dans les coquilles, soit par une meilleure extraction des PCB, soit par une accumulation préférentielle des biphényles polychlorés dans les coquilles. Etant donné les interférences démontrées entre contamination par les PCB d'une part, et métabolisme calcique d'autre part (1 $ng\ g^{-1}$ d'AROCLOR 1254 diminue la croissance de la coquille de *Crassostrea virginica* de 20 % "RAMADE (1979)"), on ne peut que soulever le paradoxe entre cette interférence et une certaine forme de détoxification par immobilisation des PCB dans la coquille, plus inerte.

Malheurausement, nous n'avons pu, jusqu'à présent, faire une analyse comparée des teneurs en PCB des "parties molles" et des coquilles sur un même lot d'animaux.

Les "teneurs en PCB" des coquilles d'animaux prélevés dans des sites peu industrialisés (Iles Maldives et Corse) sont les plus basses (1.3 à 2 $\mu g\ g^{-1}$ de PS) alors que les coquilles provenant de sites réputés plus pollués (Long Beach et côte belge) présentent des teneurs sensiblement plus importantes (3.2 à 7.4 $\mu g\ g^{-1}$ de PS). De toutes façons, toutes les valeurs déterminées sont largement supérieures au seuil de pollution importante du "US Mussel Watch Standards", 600 $ng\ g^{-1}$ de PS "GOLDBERG et al. (1978)". Ces observations confirment la dispersion planétaire de certains toxiques qui ne se localisent plus au voisinage des zones urbaines et industrialisées pour en arriver à une contamination de l'ensemble de l'écosphère, océan mondial inclus, par de nombreux produits de la chimie de synthèse dont les biphényles polychlorés sont un exemple remarquable.

Le cas des coquilles de *Bathymodiolus thermophilus* (Fig.2) mérite une attention particulière : cette espèce vit à proximité des sources hydrothermales abyssales du Pacifique. Les exemplaires analysés proviennent du "site 13°N", par une profondeur de 3620 mètres. Cette espèce, que nous espérions pouvoir considérer comme "témoin de non pollution" vu son origine, s'est révélée être celle dont la contamination de la coquille est la plus importante (plusieurs tests ont été effectués sur des exemplaires différents provenant de campagnes successives avec les mêmes résultats). On pourrait tenter d'expliquer cette observation, soit par l'existence de "relais planctoniques" accélérant fortement le flux vertical des PCB depuis la surface par fixation sur les complexes chitinoprotéiques (exuvies, pelotes fécales, "organic snow",...), soit, moins probablement, par la génération de molécules aromatiques polychlorées lors de réactions dans les fluides hydrothermaux à hautes pression et température.

A l'appui de la première hypothèse, on sait que le plancton marin, par sa richesse en lipides et en complexes chitinoprotéiques, présente une étonnante capacité d'accumulation des composés organohalogénés : alors que les PCB ne dépassent guère la concentration de 0.1 $\mu g\ l^{-1}$ dans les eaux océaniques, le plancton peut bioconcentrer ces composés dans un rapport de 1 à 2000 "RAMADE (1979)" voire beaucoup plus "WARE et ADDISON (1973)", ce qui le rend suceptible de contaminer le milieu profond.

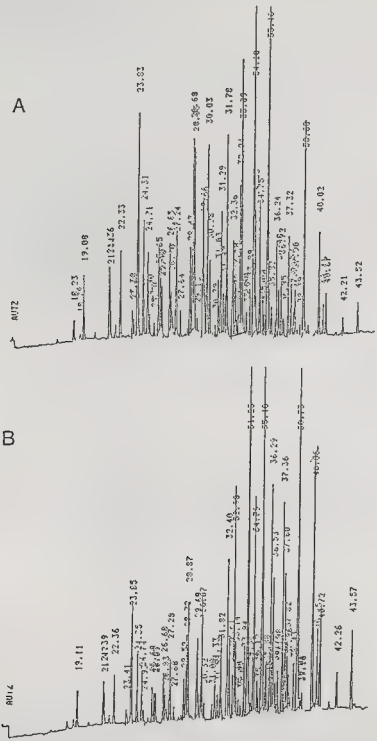


Fig. 2 : Chromatogrammes des extraits de coquilles de *Bathymodiolus thermophilus* (B, 512.7 mg PS) comparé au mélange étalon composé des 3 AROCLOR 1260 (1 ng/µl), 1254 (3 ng/µl) et 1242 (3 ng/µl) (A).

Les coquilles de *Laternula elliptica* provenant de l'Antarctique (îles Orckneys du sud), sont exempte de toute contamination significative par les PCB (Fig.3) tout comme semblent l'être les mollusques de la Grande Barrière australienne analysés par "OLAFSON (1978)".

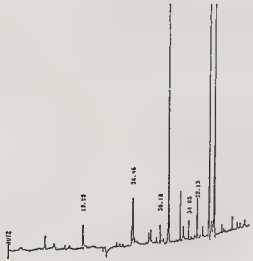


Fig. 3 : Chromatogramme de l'extrait de coquille de *Laternula elliptica* (1594.2 mg PS).

L'éloignement de toute source importante de PCB d'origine industrielle ou résiduaire permet d'expliquer ces observations. Par contre, les coquilles de *Laternula* montrent une contamination non négligeable par divers métabolites du DDT (10 ng g^{-1} de pp'DDE, 114.5 ng g^{-1} de pp'DDD et surtout 942 ng g^{-1} de pp'DDT). Ces résultats confirment la mise en évidence de résidus de ces pesticides dans divers animaux antarctiques, "PETERLEE (1969)" décelant des traces de DDT dans les neiges tombant dans la région centrale de l'inlandsis antarctique "RAMADE (1979)". Ceci peut s'expliquer par l'utilisation, toujours autorisée, de cet insecticide en Amérique du Sud, alors qu'il est interdit en Europe et aux USA depuis plus de dix ans.

L'application d'une nouvelle technique statistique d'analyse de l'empreinte chromatographique nous a permis de déceler quels types de mélanges de PCB sont responsables de la contamination des coquilles. Les valeurs de pourcentages prises en compte pour les calculs de corrélations de rangs de Kendall figurent dans le tableau 2 et les cladogrammes générés à partir de ces corrélations par les algorithmes de Gower et de Kulczinski sont repris dans la figure 4.

Tableau 2 : Matrice des pourcentages relatifs des différents isomères et congénères de biphényles polychlorés dans les mélanges étalons et les échantillons analysés

IUPAC N°	AROCLOR 1260	AROCLOR 1254	AROCLOR 1242	Mélange	Bathymodiolus thermophilis	Perna viridis	Mytilus galloprov.	Mytilus edulis	Mytilus edulis
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
28	-	0.070	0.250	0.150	0.094	-	-	0.078	0.042
52	-	0.090	0.130	0.100	0.049	-	-	0.090	0.058
44	-	0.020	0.060	0.040	0.020	-	-	0.027	0.018
64	-	0.030	0.080	0.050	0.033	-	-	0.027	-
95	0.130	0.290	0.390	0.320	0.240	-	0.340	0.330	0.290
101	0.030	0.045	0.010	0.026	0.026	0.050	0.049	0.050	0.042
110	0.040	0.150	0.040	0.080	0.049	0.100	0.150	0.170	0.120
149	0.120	0.040	0.025	0.030	0.075	0.140	0.060	-	0.060
118	0.010	0.140	-	0.070	0.028	0.042	0.034	-	0.100
153	0.140	0.040	0.006	0.035	0.087	0.180	0.090	0.060	0.076
138	0.130	0.060	0.007	0.040	0.083	0.160	0.080	0.080	0.074
187	0.160	0.001	-	0.024	0.082	0.140	0.005	0.026	0.047
180	0.130	0.007	0.002	0.019	0.068	0.100	0.038	0.027	0.039
170	0.120	0.009	-	0.021	0.070	0.080	0.101	0.024	0.036
Total	1.010	0.992	1.000	1.005	1.004	0.992	0.947	0.989	1.002

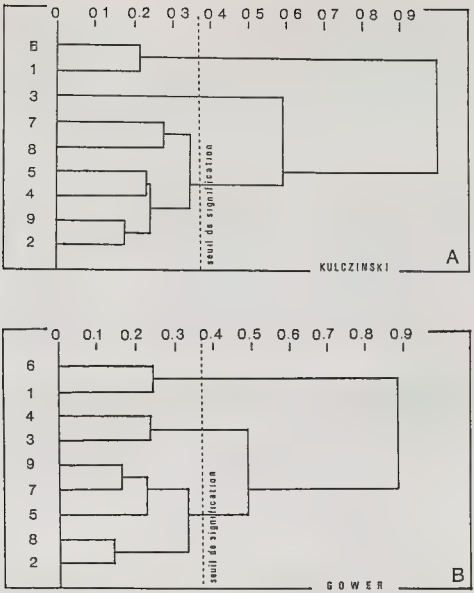


Fig.4 : Similitudes de composition des mélanges de PCB extraits des coquilles de Mytilidae avec les mélanges AROCLOR de référence. (A) Cladogramme suivant l'algorithme de Kulczinski ; (B) Cladogramme selon l'algorithme de Gower.

1 : AROCLOR 1260 ; 2 : AROCLOR 1254 ; 3 : AROCLOR 1242 ; 4 : mélange des trois AROCLOR (1260 + 1254 + 1242) ; 5 : *Bathymodiolus thermophilis* ; 6 : *Perna viridis* ; 7 : *Mytilus galloprovincialis* ; 8 : *Mytilus edulis* (Californie) ; 9 : *Mytilus edulis* (côte belge).

Les deux cladogrammes fournissent des résultats très comparables. Ils permettent de mettre en évidence une nette similitude de composition entre l'AROCLOR 1260 et les PCB extraits de la coquille de *Perna viridis* dans l'océan Indien. Les PCB extraits des coquilles des autres *Mytilidae* (provenant de sites plus industrialisés) ont plus de similitudes avec l'AROCLOR 1254. Rappelons que ces deux AROCLOR sont les mélanges de PCB les plus largement utilisés dans l'hémisphère nord et les moins facilement dégradables, donc les plus susceptibles de contaminer l'environnement. L'AROCLOR 1242 ne présente pas de similitude significative (au seuil 5 %) avec les PCB extraits des coquilles analysées (peut-être en raison de sa biodégradabilité et de sa volatilité plus importantes "THOME (1984)".

Le cladogramme selon Kulczinski (Fig.4A) permet encore de mettre en évidence la haute similitude des PCB extraits de la coquille de *Bathymodiolus* avec un mélange des trois AROCLOR les plus abondants (voir fig.2). Cette observation cadre assez bien avec l'hypothèse émise ci-dessus du transfert depuis la surface d'un mélange hétérogène de PCB de différentes sources par l'intermédiaire de complexes chitinoprotéiques d'origine planctonique à haute affinité pour les PCB et les pesticides organochlorés "VanDAELE et THOME (1986)".

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier les personnes qui leur ont fourni des coquilles d'origine particulièrement intéressante. Les coquilles de *Bathymodiolus* provenant des sources hydrothermales nous ont été aimablement offertes par Mr le Professeur LePENNEC (Brest) et Mr le Professeur ROUX (Lyon). Les *Laternula* antarctiques nous ont été fournies par le Dr C. NOLAN (Bristish Antarctic Survey, Cambridge).

Les auteurs ont bénéficié de l'aide financière du Fonds National de la Recherche Scientifique de Belgique (F.N.R.S.) sous forme d'un crédit aux chercheurs n°1.5.203.86 F.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

COWAN, A.A.,1981. Organochlorine compounds in mussels from Scottish coasta waters. Environ. Pollut. (B), 2 : 129-143.

DAGNELIE, P.,1969. Théorie et méthodes statistiques II. Editions J.DUCULOT, Gembloux : 451 p.

De ALENCASTRO, L.F., PRELAZ, V. et TARRADELAS, J., 1985. An improved quantification method used to determine the origin of PCB in wastewater : the index of similarity. Intern.J.Environ.Anal.Chem.,22 : 183-201.

DIDAY, E., LEMAIRE, J., POUGET, J. et TESTU, F., 1982. Elements d'analyse des données. Dunod, Paris : 462 p.

DUSTMAN, E.H., STICKEL, L.F. et BLUS, L.J., 1971. The occurence and significance of polychlorinated biphenyls in the environment. Trans.36th Conf.N.Am.Wild Nat.Res., Wildlife Monog.Inst.ed.(Washington D.C.): 118-133.

EISENRISK, S.J., GREGORY, H.J. et JOHNSON, T.C., 1979. Accumulation of polychlorinated biphenyls in superficial superior lake sediments. Athmospheric deposition. Environ.Sc.Technol., 13(5): 569.

GOLDBERG, E.D., BOWEN, V.T., FARRINGTON, J.W., HARVEY, G., MARTIN, J.H., PARKER, P.L., RISEBROUGH, R.W., ROBERTSON, W., SCHNEIDER, E. et GAMBLE E., 1978. The Mussel Watch. Environ.Conser., 5 : 101-125.

HAQUE, R.D.W., SCHMEDDING, D.W. et FREE, V.H., 1974. Aquous solubility, adsorption and vapour behaviour of PCB (AROCLOR 1254). Environ.Sci.Technol., 8 : 139.

HUTZINGER, D., SAFE, S. et ZITKO, V., 1974. The chemistry of PCB's. CRC Press Inc., Boca Raton, Florida 33431 : 269 p.

KIHLSTROM, J.E. et BERGLUND, E., 1978. An estimation of the amounts of polychlorinated biphenyls in the biomass of the Baltic. Ambio, 7 : 175-178.

LAFONTAINE, A. et DELFORGE-LEFEBVRE, S., 1979. Evaluation de l'impact des PCB et PCT sur l'environnement aquatique. CEE Env./178/80 : 177p.

LEGENDRE, L. et LEGENDRE, P., 1979. Ecologie numérique. 1.-Le traitement multiple des données écologiques.

2.-La structure des données écologiques. Collection d'écologie, 12 et 13, Masson ed.(Paris).

MOWRER, J., CALAMBOKIDIS, J., MUSGROVE, N., DRAGER, B., BEUG, M.W. et HERMAN, S.G., 1977. Polychlorinated biphenyls in cottids, mussels and sediments in Southern Puget Boy, Washington. Bull.Environ.Contamin.Toxicol., 18 : 588-594.

NISBET, C.T. et SAROFIM, A.F., 1972. Rates and routes of transport of PCB's in the environment. Environ.Hlth.Perspec., 1 : 21.

OLAFSON, R.W., 1978. Effect of agricultural activity on organochlorine pesticides in hard corals, fishs and molluscs from the Great Barrier Reef. Marine Envirn.Res.: 87-107.

RAMADE, F., 1979. Ecotoxicologie. Collectiond'écologie, 9, Masson ed.(Paris) : 205 p.

RICHARDSON, B.J. et WAID, J.S., 1983. Polychlorinated biphenyls (PCBs) in shellfish from australian coastal waters. Environmental Biogeochemistry Ecol.Bull., 35 : 511-517.

STEICHEN, R.S., TUCKER, R.G. et MECHON, E., 1982. Standardization of aroclor lots for individual peak gas chromatographic calibration. J.Chrom., 236 : 113.

STEINKEN, D. et ROLLWAGEN, J., 1979. PCB residues in bivalves and sediments of Raritan bay. Bull.Environ.Contam.Toxicol., 23 : 690-697.

THOME, J.P., 1984. Etude analytique de la contamination des vertébrés sauvages par les insecticides organochlorés et les biphényles polychlorés (PCB) : rôle de ces substances comme facteur de risques pour les populations sauvages de la région wallone. Thèse de doctorat es Sciences, Université de Liège : 274 p.

THOME, J.P., 1986. Les PCB dans l'environnement : bioaccumulation et écotoxicité. C.M.Chimie, 4(5° : 27-32.

THOME, J.P., DEBOUGE, M.H. et LOUVET, M., 1987. Carnivorous insects as bioindicators of environmental contamination : organochlorine insecticide residues related to insect distribution in terrestrial ecosystems. Intern.J.Environ.Anal.Chem., 30 : 219-232.

VanDAELE, Y. et THOME, J.P., 1986. Purification of PCB contaminated water by chitosan : a biological test of efficiency using the common barbel, *Barbus barbus*. Bull.Environ. Contam.Toxicol., 37 : 858-865.

WARE, D.M. et ADDISON, R.F., 1973. PCB residues in plankton from the gulf of Saint Laurence. Nature, 246(5434) : 519-521.

HALIOTIS, 18 (1988) : 283-295.

INFLUENCE DU RECHAUFFEMENT LIE AU FONCTIONNEMENT D'UNE CENTRALE ELECTRIQUE SUR LE CYCLE DE REPRODUCTION DE MYTILUS GALLOPROVINCIALIS (MARTIGUES-PONTEAU, MEDITERRANEE NORD-OCCIDENTALE).

par

Alain PARACHE

Station Marine d'Endoume, 13007 MARSEILLE
Station IFREMER, Quai du Commandant Silhouette
33120 ARCACHON

ABSTRACT : INFLUENCE OF WARMED-UP SEA-WATER FROM ELECTRIC POWER-STATION ON REPRODUCTION CYCLE OF MYTILUS GALLOPROVINCIALIS LAMARK IN THE NORTH-WEST MEDITERRANEAN (MARTIGUES-PONTEAU).

The reproductive cycle of a Mytilus galloprovincialis population is described in the North-West Mediteranean area, near the E.D.F. site (Martigues-Ponteau). Three stations were sampled, one located in open sea, the others in warmed-up sea water.

In both years the breeding period extended from October until the end of June : several spawnings have been identified in a natural population, the most important at the end of winter. The comparison of data during the annual cycle showed disturbance of mussels'gametogenetic rythm in warmed-up sea-water. These changes were observed in histological sections and a decline in the physiological condition of these molluscs from 1981 to 1982 was supposed.

RESUME

Les aspects de la biologie de la reproduction ont été développés dans plusieurs directions complémentaires à partir de l'analyse d'animaux de longueur standard. Parallèlement à l'étude des variations pondérales et celle des principaux constituants biochimiques de la chair, l'analyse histologique du manteau a permis de conforter l'interprétation du cycle de reproduction en fonction des conditions de milieu.

La période d'activité sexuelle s'étend d'octobre à juin. Dans les conditions normales de mer ouverte plusieurs pontes y ont été observées : les deux principales ont lieu au printemps et en fin d'hiver. L'activité gamétogénétique est la plus intense en hiver.

Dans la zone directement influencée par les rejets thermiques de la centrale électrique, l'appréciation de l'évolution des réserves et du développement des gonades dans un même temps sont nécessaires pour situer la population dans son cycle sexuel. Ainsi, les coupes histologiques révèlent l'état fragilisé des animaux. La restauration des gonades se ferait sans qu'il y ait de pontes importantes, excepté des émissions partielles de quelques gamètes. Cette restructuration tissulaire permettrait à l'animal de disposer de l'énergie nécessaire au maintien de son métabolisme de base lorsque la température se rapproche des seuils létaux.

MOTS CLES : Méditerranée Nord-Occidentale, centrale thermique, Mytilus galloprovincialis, cycle de reproduction

KEY WORDS : Mediterranean sea, E.D.F. site, Mytilus galloprovincialis, reproduction, storage cycle

INTRODUCTION

Bivalve marin à large répartition géographique Mytilus galloprovincialis (Lamark) peut constituer d'importants gisements naturels depuis les côtes de la Tunisie au Sud jusqu'aux côtes de la Manche Occidentale et en Mer d'Irlande, dans la partie septentrionale de son aire (LUBET, 1976; SEED, 1976). Son extension méridionale serait limitée par les températures estivales proches des températures léthales (TL 50 estivale de 31°C, selon MASSE et PARACHE, 1984), susceptibles de causer d'importantes mortalités (LUBET, 1980; GIMAZANE, 1981).

Sa tolérance vis-à-vis des conditions de milieu (espèce eurytherme et euryhaline) explique ses larges facultés d'adaptation aussi bien dans des secteurs à fort hydrodynamisme (mer ouverte, en mode battu) qu'en zones relativement abritées (ports, étangs, lagunes).

Son aptitude à coloniser une grande variété de substrats est exploitée avec profit dans les tentatives de mytiliculture en zone intertidale (DARDIGNAC-CORBEIL, 1979) ou en eau profonde (RAIMBAULT, 1984). Par contre, un aspect indésirable de cette aptitude est le développement de moulières au voisinage des installations industrielles implantées en bord de mer; la fixation des moules entraîne des risques de colmatage des circuits véhiculant l'eau de mer utilisée comme réfrigérant (PERES, 1981).

Dans ce contexte de lutte contre les salissures des circuits de refroidissement a été réalisée notamment une étude du cycle de reproduction des populations naturelles de moules susceptibles de proliférer au niveau de la centrale E.D.F.de Martigues-Ponteau (Bouches-du-Rhône, Méditerranée).

Sur le site de la centrale électrique, trois stations ont été choisies dans le but de mettre en évidence les modalités de la reproduction en fonction des conditions de milieu.

Chez les mollusques bivalves, les intéractions entre la croissance et la reproduction sont importantes et liées d'une part au cycle sexuel, d'autre part aux conditions de vie (croissance et engraissement). La démarche la plus simple consiste à suivre la composition corporelle d'un animal standard de taille constante pendant la durée du cycle d'observation. Cette forme de présentation des données permet de mettre en évidence l'évolution des réserves indépendamment de l'accumulation de matériel due à la croissance (DARE et EDWARDS, 1975; BEUKEMA et DE BRUIN, 1977; ANSELL et al., 1980; BODOY, 1983). Parallèlement, l'évolution des principaux composants biochimiques corporels tels que les lipides et les glucides totaux reflètent assez précisemment les phénomènes de régulation métabolique en rapport avec le cycle sexuel de l'animal (BOURCART et LUBET, 1965; GABBOT, 1975; SHAFFEE, 1978; BODOY, 1983). Enfin, nous avons réalisé une analyse histologique du manteau pour conforter les résultats obtenus.

LES MOYENS D'ETUDE

Le cycle biologique de Mytilus galloprovincialis a été étudié grâce à des mesures effectuées sur des prélèvements mensuels dans les moulières naturelles installées au voisinage de la Centrale E.D.F., de janvier 1981 à juin 1982. Trois stations ont été régulièrement échantillonnées : l'une, située à proximité de la station de pompage de la Centrale, est rarement affectée par la tache thermique; elle représente la station de référence (station 1). La station 2 est située au niveau de l'appontement des péniches de fuel; c'est une station atteinte régulièrement par la tache thermique superficielle qui sort du canal de rejet de la Centrale. La station 3 est soumise à la turbulence permanente créée par les 4 tuyaux de refoulement des eaux de refroidissement de la Centrale; elle subit les plus fortes variations thermiques, en fonction du nombre de tranches que la Centrale met en oeuvre.

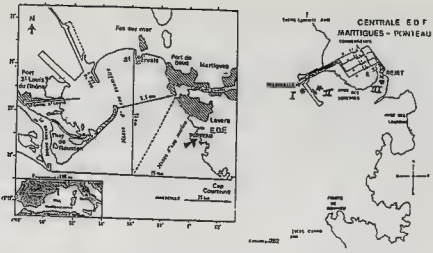


Figure 1.- Situation géographique et localisation des stations de prélèvement (*).

D'après les études antérieures sur le site de Martigues-Ponteau (ARNAUD et al., 1981), l'intervalle de taille 30-35 mm est bien représenté toute l'année. C'est sur cette gamme de taille, qui constituera l'individu théorique "standard", qu'ont porté les analyses.

Les mesures biométriques et les analyses biochimiques sont effectuées selon les protocoles décrits par BODOY (1980), DESLOUS-PAOLI (1980) et PARACHE (1984, 1985).

L'étude histologique utilise un lot d'individus de la gamme de taille standard dont les manteaux sont fixés au Halmi, puis conservés dans l'alcool butylique. Après inclusion à la paraffine, des coupes ont été faites et colorées (acide périodique Schiff et hématoxyline de Groat, trichrome de MASSON variante GOLDNER et de PRENANT-GABE), (MARTOJA et MARTOJA, 1967) pour une détermination des stades du cycle sexuel, en utilisant l'échelle de CHIPPERFIELD (1953) modifiée par LUBET (1959).

RESULTATS

1.- Evolution temporelle du poids et de la composition biochimique globale de l'individu standard

Rappelons que toutes les données concernant cet individu sont tirées des relations d'allométrie obtenues mensuellement entre les valeurs pondérales et la longueur pour un échantillon représentatif de la population, dans chaque station (PARACHE, 1985).

1.1.- Données biométriques (Figures 2 et 3)

Pour ce qui est du poids des valves, il apparait que les individus de la station 2 ont les valves les plus lourdes et ceux de la station 3 les coquilles les plus légères, la station 1 se trouvant en position intermédiaire (Figure 2).

Au niveau du poids de tissus, il apparait aussi bien pour le poids frais, le poids sec et le poids sec sans cendre (PSSC), que les moules de la station 3 sont les plus maigres. Cette différence est particulièrement nette au printemps 1982 où les moules de la station 3 ne semblent pas en état, comme celles des deux autres stations, de tirer parti des conditions trophiques favorables (PARACHE, 1987).

D'une manière générale, l'évolution des poids de l'individu standard à la station 3 est sujette à des fluctuations de faible amplitude par rapport à celles observées aux deux autres stations.

L'évolution du PSSC met en évidence, à la station 1, un accroissement régulier du poids jusqu'à l'été puis une chute automnale (correspondant à 43% du PSSC). Après une remontée du poids on assiste à une nouvelle chute à la fin de l'hiver 1981-82 (50% du PSSC) suivie au printemps 1982 d'un accroissement important du poids malgré une légère perte en avril (17%). De la même manière, pour la station 2, on note une perte importante entre mai et juillet 1981 (59,3% du PSSC). Deux autres chutes du PSSC, de plus faible amplitude, sont constatées entre août et octobre (26,2%) et en novembre-décembre (37,7%). A la station 3, on mesure une perte importante entre mai et juillet 1981 (34,3% du PSSC), une seconde en août-septembre (38,7%).

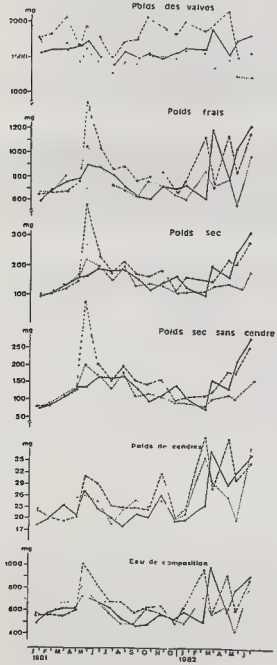


Figure 2.- Evolution mensuelle de la composition corporelle d'un animal standard aux stations 1 (——), 2 (←→) et 3 (- -).

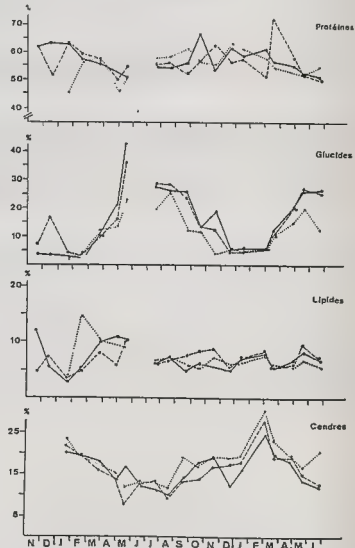


Figure 4 - Evolution des pourcentages des composés biochimiques élémentaires et des cendres au cours du cycle étudié, aux stations 1 (——), 2 (←→) et 3 (- -).

Chez les mollusques bivalves, toute émission importante de gamètes se traduit par une perte de poids nette et souvent brusque. L'évolution du PSSC reflète assez fidèlement leur ampleur (BODOY et MASSE, 1979; BODOY, 1980, 1983; PARACHE, 1984).

Une conséquence immédiate des pertes de matière organique liée à la reproduction est l'augmentation concomitante de la teneur en cendres. De même il est admis que la teneur en eau des chairs s'élève brusquement au moment de la ponte, ce qui compense en partie les pertes de matière (ANSELL et al., 1980; BODOY, 1980; DESLOUS-PAOLI, 1982).

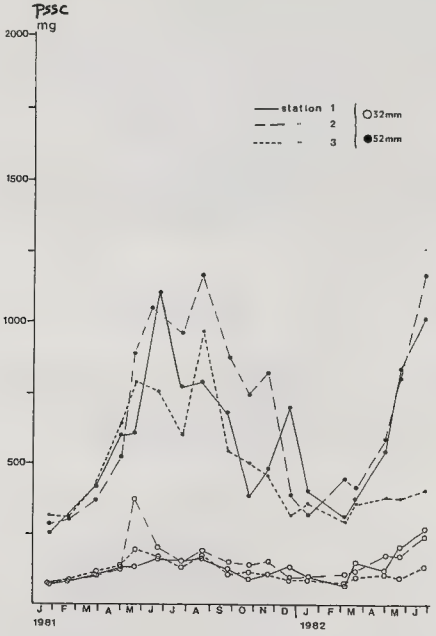


Figure 3.- Comparaison de l'évolution du poids sec sans cendre, respectivement pour un animal standard de 32 mm (○) et 52 mm (●) aux stations 1 (——), 2 (— —) et 3 (- - -).

L'analyse de la figure 2 montre que les chutes de PSSC constatées en fin d'été-début automne ne semblent pas liées à des pertes de matière organique sous forme de gamètes. L'augmentation concomitante du poids de coquille est un élément en faveur d'un accroissement de l'animal qui utiliserait une part de ses réserves durant cette période où les conditions de milieu sont moins favorables (en particulier, une faible teneur des eaux en glucides particulaires, PARACHE, 1987).

Chez les bivalves, l'effort de reproduction augmente avec l'âge, et indirectement avec la taille, (GRIFFITHS, 1977; LUCAS, 1980; KAUTSKY, 1982b; BAYNE et al., 1983; THOMPSON, 1984); il nous a donc paru intéressant de présenter l'évolution comparée du PSSC de d'animaux d'environ 1 et 2 ans d'après nos observations (PARACHE, 1984,1985).

On note un cycle annuel marqué indépendant de la taille des animaux (Figure 3). A la station 1, la chute de poids est spectaculaire chez les gros individus de l'été à l'automne, puis, après une restauration en début d'hiver, une nouvelle chute est observée à la fin de l'hiver. Aux stations 2 et 3, les évolutions sont comparables; toutefois les individus de la station 3 n'atteignent jamais le poids de ceux des stations 2 et 1. En particulier à la station 3,les animaux ne récupèrent pas en automne et en début d'hiver comme ceux de la station 1 de référence.

Si l'on additionne les chutes successives en les assimilant à des périodes de reproduction (PARACHE,1984), c'est "l'émission" hivernale (décembre à février-mars à la st.1, novembre à janvier à la st.2) qui correspond à la plus forte réduction du PSSC initial : autour de 50% quelle que soit la taille des individus à la station 1, supérieure à 60% chez les individus de 2 ans à la station 2. Les plus fortes réductions du PSSC à la station 3 sont notées pour une période comprise entre août et décembre (très proche de 70%); par rapport aux stations 1 et 2, la chute hivernale (janvier-février) est faible (12 à 18% du PSSC).

1.2.- Composition biochimique globale

Exprimés en valeur absolue les composés biochimiques seront fortement influencés par l'évolution du poids sec. En valeur relative les variations respectives de chaque constituant sont mises en évidence sur la figure 4, en pourcentage du poids de chair sèche, ainsi que la proportion prise par les cendres.

On assiste, à quelques rares exceptions près, à une grande analogie entre stations dans l'évolution du pourcentage de chaque composant. La dominance pondérale des protéines est normale (en moyenne 56% du poids sec), son évolution suit d'assez près celle du PSSC.

Les glucides tombent à des pourcentages relativement bas pendant les mois d'hiver et s'élèvent au printemps de manière spectaculaire avec les conditions trophiques favorables. Leur teneur reste élevée en fin d'été puis diminue progressivement.

La teneur en lipides n'est jamais importante : en moyenne elle est inférieure à 10% et ne dépasse qu'une seule fois 12% du poids sec (en février à la station 3). Globalement elle suit, avec un léger décalage, celle des glucides.

1.3.- Cycle sexuel annuel de Mytilus galloprovincialis: influence du réchauffement des eaux.

Le tableau 1 résume les observations histologiques effectuées, le tableau 2 les situe dans le contexte des conditions thermiques des 3 stations étudiées.

Les modalités observées sont comparables à celles décrites chez les Mytilidés (LUBET, 1959; LUBET et al., 1981); seuls les aspects les plus importants seront soulignés.

Le repos sexuel (stade Ø) est étalé dans l'année, de mai à septembre.

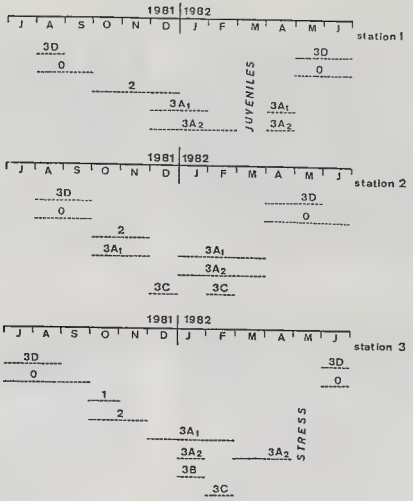


Tableau 1.- Durée du cycle de reproduction et de la période de repos sexuel de *Mytilus galloprovincialis* aux différentes stations.

MOIS	JUIL	AOUT	SEPT	OCT.	NOV.	DEC.	JANV	FEVR	MARS	AVR.	MAI	JUIN
t1	18.0	22.5	22.0	19.0	14.0	11.5	12.0	11.0	12.5	14.5	19.5	21.0
t3-t1	3.5	2.0	5.5	3.0	7.0	1.0	5.5	4.0	4.0	2.5	4.5	0.5
t2-t1	2.5	1.5	1.0	1.0	5.0	0.0	1.0	0.0	2.5	1.5	0.0	0.5
t3-t2	1.0	0.5	4.5	2.0	2.0	1.0	4.5	4.0	1.5	1.0	4.5	0.0

Tableau 2.- Evolution annuelle de l'écart thermique moyen entre stations (t1, t2 et t3, températures aux stations 1, 2 et 3).

Rappelons que c'est durant cette période que l'animal va accumuler les réserves qu'il utilisera ultérieurement pour fournir l'effort de reproduction. La figure 4 montrait une augmentation importante des glucides du printemps à l'été avec un maximum en mai-juin. Ce schéma classique est partiellement bouleversé à la station 3 où l'on peut observer l'apparition d'une structure tissulaire particulière (en septembre 1981, photo 1) reflétant une atteinte physiologique grave des animaux (LUBET, comm. pers.) : désorganisation tissulaire, cellules adipo-granuleuses chétives et peu nombreuses, et par conséquent peu de réserves.

Les premiers phénomènes de la gamétogénèse apparaissent à l'automne (diminution des glucides totaux, fig.4) et se généralisent au cours de l'hiver (teneur en glucides plus basse). Le stade I, très bref, est observé en octobre à la station 3. La phase de gamétogénèse intense (stade II) peut durer jusqu'en décembre à la station 1. Une situation anormale est constatée à la station 3, caractérisant une "misère physiologique" des animaux (LUBET, comm. pers.) : lyse des ovocytes avec peu ou pas de glycogène dans les cellules vésiculeuses (photo 2).

Chez certains individus la gamétogénèse se termine dès la fin du mois de novembre (stations 1 et 3) ou plus précocement (octobre, station 2). Les premiers individus matures (stade IIIA2) apparaissent en décembre aux stations 1 et 2, un mois plus tard au niveau du rejet de la centrale. Des phases de vidanges des gonades (stade IIIB, photo 3), qui se traduisent par une chute de la teneur en lipides (Fig.4), sont décelables en janvier, suivies d'une restauration des gonades en février. Cette dernière phase (stade IIIC),siège d'une intense activité gamétogénétique, se différencie normalement du stade II par l'extrême réduction du tissu de réserve. Cependant à la station 2 la photo 4 montre que le tissu de réserve reste encore abondant.

La phase IIIC aboutit à un nouveau stade de maturité sexuelle (IIIA2) au cours duquel de nouvelles pontes ont lieu (chute des lipides, fig.4) : en mars-avril à la station de référence, en février-mars à la station 2. Dans la tache thermique (station 3), en mai 1982, aucun des nombreux individus analysés n'a permis un prélèvement de tissu en raison d'un amaigrissement excessif du manteau totalement transparent (faible teneur en protéines, fig.4) : l'animal ne pond pas et on assiste à une restauration de la gonade sans émission de gamète.

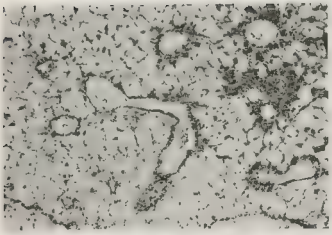
La fin du cycle sexuel (stade IIID), marquée par le développement considérable du tissu de réserve qui comprime les tubules gonadiques (station 1, photo 5), est très étalée à la station 2 (tabl. 1). Le manteau des individus directement soumis aux rejets échauffés est très mince (station 3, photo 6).

DISCUSSION

On peut dire que les glucides jouent un rôle capital en tant que matériel de réserve compte tenu de leur teneur élevée (jusqu'à 43% du poids sec). Par contre les teneurs en lipides semblent comparativement plus faibles. Or, ils jouent un rôle primordial dans la maturation des gonades, le décalage de l'évolution glucides-lipides indiquant une conversion de glycogène en lipides des gamètes. En outre, les lipides servent de réserve énergétique pour l'adulte, en dehors de l'activité reproductrice, surtout pendant les périodes d'insuffisance alimentaire, en hiver par exemple (ANSELL, 1972).Ainsi, pendant la période de jeûne hivernal, chez Mytilus edulis, 15% de l'énergie de maintien est fournie par les lipides et seulement 10% par le glycogène (GABBOTT et BAYNE, 1973). Selon GIESE (1969), on peut parler de réserve de lipides quand le taux de celui-ci est supérieur à 10% du poids sec. Les valeurs mesurées, en moyenne proches de 7%, ne dépassent que rarement ce seuil. Elles sont comparables à celles observées par LUBET et de LONGCAMP (1969) chez Mytilus edulis en fin de cycle sexuel (6 à 7 %).

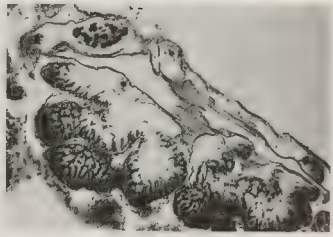
Ainsi, la valeur énergétique de la chair sèche des individus analysés dans les trois stations dépend principalement de l'évolution des teneurs en glucides. Si elles restent proches de celles mesurées chez d'autres mollus-

PLANCHE I



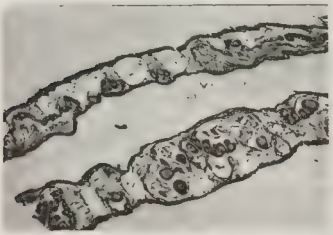
50µm

PHOTO 1 - STADE DÉGRADÉ (Station 3)



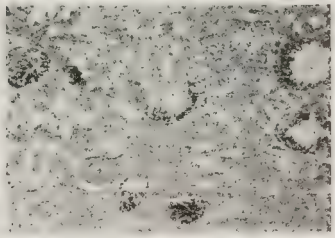
100µm

PHOTO 4 - STADE IIIC ♂ (Station 2)



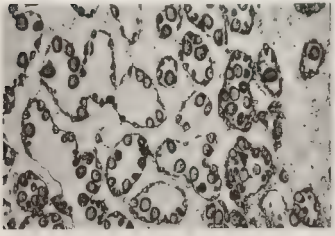
100µm

PHOTO 2 - STADE DÉGRADÉ ♀ (Station 3)



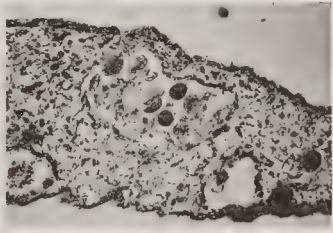
100µm

PHOTO 5 - STADE III D (Station 1)



100µm

PHOTO 3 - STADE IIIa ♀ (Station 3)



50µm

PHOTO 6 - STADE IIID (station 3)

ques (revue in PARACHE, 1985), en moyenne 4,58, 4,50 et 4,28 cal/mg respectivement aux stations 1, 2 et 3 ,une faible part de cette énergie serait dévolue à la reproduction, en particulier à la station 3. A cette station, la valeur énergétique moindre des tissus des moules est en relation avec leur teneur en cendres souvent élevée alors que leur teneur en eau est peu différente de celle des moules de la station 1 (Fig.2 et 4).

Les lipides se maintiennent à des pourcentages relativement constants dans nos observations, mais on peut penser à un effet de l'âge des animaux. En effet, chez des animaux plus vieux, l'effort de reproduction est important, ce qui se traduit par des variations de plus grande amplitude des lipides liés au matériel gamétogénétique. Une étude portant sur Crassostrea gigas montre que chez les jeunes huîtres d'un an, l'énergie est principalement utilisée pour la croissance, 18% seulement étant impliqués dans la reproduction, alors que chez les huîtres de 2 ans,60 à 65 % de l'énergie accumulée sert à la formation des gamètes (HERAL et DESLOUS-PAOLI, 1983). L'estimation de l'effort de reproduction montre, que dans les conditions normales de mer ouverte (station 1, de référence), il varie de 17% du PSSC chez un individu d'environ 9 mois (32mm de longueur standard, taille analysée) à 70% pour un animal d'environ 18 mois (taille 52 mm), au cours des deux pontes principales (PARACHE,1984).

D'une manière générale, sur le plan de la reproduction, il n'y aurait pas d'émission de gamètes en fin d'été - début automne comme le laissait penser l'évolution des composés corporels; on a pu noter d'ailleurs une relative stabilité de la valeur calorique à cette époque (PARACHE, 1985), un taux encore élevé de la teneur en glucides (fig.4). Leur accumulation étant considérée comme précurseur de la synthèse de produits génitaux (BAYNE, 1976), la gamétogénèse débuterait à l'automne (utilisation du glycogène) et se terminerait en début d'hiver, avec l'existence, surtout à la station 1, d'émissions importantes par leur ampleur et bien caractérisées au cours du cycle : en hiver, plus précocement à la station 2 tandis que l'émission printanière y est plus tardive. Au niveau du rejet (station 3) une seule émission de gamètes semble plausible, localisée au milieu de l'hiver. Au niveau du recrutement dans la moulière seule l'émission d'hiver a donné lieu à un captage important, au cours du printemps. L'émission printanière, de faible ampleur, dont l'existence est liée aux conditions du milieu, ne jouerait qu'un rôle secondaire dans le renouvellement des populations en place (PARACHE, 1985).

D'après les données sur le cycle sexuel de Mytilus galloprovincialis en Méditerranée nord-occidentale (LUBET, 1981) le repos sexuel estival est la règle chez cette espèce. Les chutes de poids observées en automne (fig.3) sont certainement liées aux conditions particulières du milieu. A la station 2, par exemple, la température s'abaisse de 19 à 11°C au cours de l'automne. A la station 3, les moules ne récupèrent pas en automne et en début d'hiver comme celles de la station 1 de référence (Tabl. 2).

Selon LUBET et al. (1981) le cycle sexuel de Mytilus galloprovincialis se déroule normalement entre 7-8°C et 17-18°C. Au-delà de la plage thermique 16 18°C ces auteurs notent un freinage, voire un arrêt, du cycle, caractérisé par une lyse ovocytaire importante, les produits libérés pouvant servir à la nutrition de l'animal (LUBET, 1963), ce qui peut se traduire par un gain de croissance. En mai 1982, la température dépasse ce seuil à la station 3 (24°C) du fait du fonctionnement de la centrale; le stress induit est certainement à l'origine de la transparence du manteau alors constatée. Ainsi, au printemps, seules les moules de la station 1 seraient en état de pondre; aux stations 2 et surtout 3 la restauration des gonades se ferait sans qu'il y ait de pontes importantes (tabl.1 et 2). MATHIEU (1979) a montré chez Chlamys tehuelcha l'influence importante des changements de température dans l'eau de mer sur la teneur en lipides des tissus, en relation avec le cycle sexuel de l'animal :le pourcentage de lipides est faible lorsque la température est très élevée (perturbation du métabolisme des glucides).

La température peut parfois altérer fortement le métabolisme des ani-

maux lorsqu'elle se rapproche des seuils létaux (TL 50) admis par l'espèce, 29°C d'après les observations de LUBET et al. (1981). Dans le secteur étudié, MASSE et PARACHE (1984) ont montré que ces seuils sont proches de 29°C en hiver, 31°C en été. On note 28°C en septembre à la station 3, ce qui contraint certainement les animaux à puiser dans leur réserves tissulaires. Les coupes histologiques révèlent un état fragilisé des manteaux en octobre 1981 à la station 3 pouvant justifier des mortalités importantes.

LUBET et al. (1981) montrent également qu'il existe une corrélation positive très significative entre l'écart thermique moyen annuel et la durée moyenne de la période de repos sexuel. Pratiquement continue dans son domaine septentrionnal (Royaume Uni) la période de reproduction de M. galloprovincialis se réduit suivant un gradient latitudinal nord-sud. Ces auteurs notent un arrêt du cycle sexuel entre juin et août dans la partie atlantique de son aire (France, Espagne, Portugal) et dans le nord de la Méditerranée (France, Italie) et de l'Adriatique (Yougoslavie). A la limite sud de son aire (Tunisie) le repos sexuel s'étale de fin mai à octobre. Dans le secteur étudié on peut penser qu'on retrouve un phénomène comparable à ce gradient, mais à petite échelle, lorsque l'on compare les 3 stations d'écarts thermiques annuels moyens différents (tableau 2), ce qui permettrait d'expliquer également les différences observées au niveau de la durée du repos sexuel suivant les stations. ANSELL et BODOY (1979) notent d'ailleurs un allongement de la période de reproduction dans un milieu où la température moyenne est plus élevée.

Il convient de souligner également, outre le stress d'origine thermique, une certaine pollution d'origine pétrolière (hydrocarbures et dérivés), notamment à la station 2 en raison de l'appontement des péniches de ravitaillement en fuel de la centrale E.D.F.. Les conséquences sur la biologie des moules ont été décrites par CARLES (1984). Cet auteur montre, notamment à la station 3, que la température et l'hydrodynamisme joue un rôle important sur l'accumulation des hydrocarbures totaux par les moules, tandis que les conséquences sont fonction de l'âge des animaux et du type de tissu considéré. Ainsi, leurs concentrations dans la glande digestive, qui joue un rôle important dans le déroulement du cycle sexuel des moules (GABBOTT, 1975), induit des altérations cellulaires, et en particulier "des cytolyses importantes consécutives à des éclatements de lysosomes", notamment des phagolysosomes importante source de réserves utilisées dans la gamétogénèse (LOWE et al., 1982). Bien que les conséquences soient légèrement différentes, MAURER et al. (1986) constataient un effet néfaste des facteurs "température-nourriture disponible" sur les jeunes huîtres de 1 an en été, dans le bassin d'Arcachon, pouvant induire des mortalités importantes. Ces auteurs observaient "un état marqué de détresse physiologique des mollusques", aux périodes de températures maximales. Par ailleurs, CARLES souligne l'intense pollution chronique par les hydrocarbures d'origine anthropogénique dans le secteur géographique considéré, de même que la contribution biogénique au moment des floraisons du phytoplancton. Du reste, VIARENGO et DELLA CROCE (1976) ont constaté une remarquable diminution de la teneur en protéines et en glucides dans le manteau et l'hépatopancréas de Mytilus galloprovincialis recueillies dans des ports soumis à pollution.

CONCLUSION

Le déroulement du cycle de reproduction reste lié à l'intéraction de facteurs physiques et trophiques dont les variations sont importantes dans ce secteur. Les premiers concernent l'hydrodynamisme local qui module la disponibilité de la nourriture, tandis que le facteur thermique est déterminant aux divers échelons de la chaîne trophique. Un certain décalage est observé suivant les stations dans le déroulement du cycle sexuel; les émissions de gamètes sont également décalées.

A la station 3, une seule émission, en hiver, est plausible. Les préparations histologiques, de même que l'évolution des composants corporels, révèlent l'état fragilisé des animaux soumis aux rejets de la centrale, con-

duisant parfois à une mortalité importante, surtout pendant les mois les plus chauds. Dans certaines conditions, et suivant le stade du cycle sexuel, des phénomènes de lyse ovocytaire permettraient d'assurer le maintien du métabolisme de base, aux dépens de la reproduction.

A la station 2, la présence de nombreux polluants et un mode abrité favorable à leur stagnation expliqueraient certaines déficiences. Par contre, on peut penser que le réchauffement plus précoce des eaux en automne est un facteur favorable au redémarrage du cycle sexuel. A la station 2 on trouve donc une situation intermédiaire proche de celle de la station 1 jusqu'à l'hiver, avec peut-être une ponte automnale puis une situation proche de celle de la station 3 du printemps à l'été.

Dans l'ensemble les glucides jouent un rôle capital en tant que matériel de réserve. Mais la production de gamètes est peu importante et il n'y aurait jamais de ponte totale d'après LUBET (comm. pers.), mais des émissions partielles de quelques gamètes.

REFERENCES CITEES

NSELL, A.D.,1972. Distribution, growth and seasonal changes in biochemical composition for the bivalve Donax vittatus (Da Costa) from Kame Bay, Millport. J.exp. mar. Biol. Ecol., 10 : 137-150.

ANSELL, A.D., & BODOY, A., 1979. Comparaison of events in the seasonal cycle for Donax trunculus and Donax vittatus in European waters : 191-198. in : Naylor E., Hartnoll R.G., ed. Cyclic phenomena in marine plants and animals, Oxford. Pergamon Press : 1-477.

ANSELL, A.D., FRENKIEL, L. & MOUEZA M., 1980. Seasonal changes in tissue weight and biochemical composition for the bivalve Donax trunculus L. on the algerian coast. J. Exp. mar. Biol. Ecol., 45 : 105-116.

ARNAUD, P.M., BELLAN-SANTINI, D., HARMELIN, J.G., MARINOPOULOS J. ET ZIBROWIUS, H., 1981. Impact des rejets d'eaux chaudes de la Centrale thermique EDF de Martigues-Ponteau sur le zoobenthos des substrats durs superficiels. 2ème journée de la thermoécologie, Nantes, EDF: 701-724.

BAYNE, B.L., 1976. Marine Mussel. Cambridge Univ. Press., Cambridge, : 1-356.

BEUKEMA, J.J. ET DE BRUIN, W., 1977. Seasonal changes in dry weight and chemical composition of soft parts of the tellinid Macoma balthica in the Dutch Wadden Sea. Netherl. J. Sea Res., 11 (1) : 42-55.

BODOY, A., 1980. Croissance et variations de la composition biochimique du bivalve Spisula subtruncata dans le Golfe de Marseille. Thétis, 9 (4) : 345-354.

BODOY, A., 1983. Croissance et variations de la composition biochimique du bivalve Venus gallina dans le Golfe de Marseille. Thétis 11(1): 57-66.

BODOY, A. ET MASSE, H., 1979. Quelques paramètres permettant de suivre la production organique d'un mollusque bivalve au cours d'un cycle saisonnier. Publ. Sci. Tech. CNEXO, Actes Collog., 7 : 753-766.

BOURCART, C. & LUBET,P., 1965. Cycle sexuel et évolution des réserves chez Mytilus galloprovincialis. Rapp.P.V. Com.int. Mer Médit., 18(2): 155-158.

CARLES, D., 1984. Bioaccumulation des hydrocarbures par Mytilus galloprovincialis Lmk. Etude qualitative et quantitative : relation avec les modifications cytologiques au niveau de la glande digestive. Thèse 3ème cycle Océanologie, Univers. Aix-Marseille II: 95p., 32 fig.

CHIPPERFIELD, P.N.J., 1953. Observations on the breeding and settlement of Mytilus edulis in British waters. J. Mar. Biol.Ass., 32 : 449-476.

DARDIGNAC-CORBEIL, M.J., 1979. La mytiliculture. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 43 (1) : 105-130.

DARE, P.J. ET EDWARDS, D.B., 1975.Seasonal changes in flesh weight and biochemical composition of mussels (Mytilus edulis) in the Conwy estuary, North Wales. J.Exp. Biol. Ecol., 18 : 89-97.

DESLOUS-PAOLI, J.M., 1980. Contribution à l'étude de la biologie de l'huître Crassostrea gigas en élevage dans le bassin et les claires de Marennes-Oléron. Thèse 3ème cycle, Univers. Aix-Marseille II : 1-121.

GABBOTT, P.A., 1975. Storage cycles in marine bivalve molluscs : a hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis.

Proc. 9th Europ. mar. biol. Symp., Aberdeen Univ.Press : 191-211.
GABBOTT P.A. ET BAYNE, B.L., 1973. biochemical effects of temperature and nutritive stress on Mytilus edulis. J. mar. biol. Ass.,53 : 265-286.
GIESE, A.C., 1969. A new approach to the biochemical composition of the mollusc body. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 7 : 175-229.
GIMAZANE, J.P., 1981. La reproduction de la moule Mytilus galloprovincialis dans le lac de Bizerte, Tunisie septentrionale. Bull. Offination. Pêche Tunisie, 5 (2) :115-128.
HERAL, M. ET DESLOUS-PAOLI, J.M., 1983. Valeur énergétique de la chair de l'huître Crassostrea gigas estimée par mesures microcalorimétriques et par dosages biochimiques. Oceanologica Acta, 6 (2) : 193-200.
LOWE, D.M., MOORE, M.N. ET BAYNE, B.L., 1982. Aspects of gametogenesis in the marine mussel Mytilus edulis. J. Mar. Ass., 62(1) : 133-145.
LUBET, P., 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés (Moll. Bival.). Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 23 (4) : 389-548.
LUBET, P., 1963. Physiologie des moules. Bull. Soc. Sci. Vét.Méd. Comp. Lyon, 65 (1) : 31-62.
LUBET, P., 1976. Ecophysiologie de la reproduction chez les Mollusques Lamellibranches. Haliotis, 7 : 49-55.
LUBET, P., 1980. Action des facteurs internes sur la reproduction des mollusques bivalves. Océanis, 6 (5) : 491-510.
LUBET, P., 1981. Action de la température sur le cycle de reproduction des Lamellibranches. Bull. Soc. Zool. France, 106(3) : 283-292.
LUBET, P. ET de LONGCAMP, D., 1969. Etude des variations annuelles des constituants lipidiques chez Mytilus edulis de la Baie de Seine (Calvados). C.R. Soc. Biol. Caen, 163 (5) : 1110-1112.
LUBET, P., GIMAZANE, J.P. ET PRUNUS, G., 1981. Etude du cycle de reproduction de Mytilus galloprovincialis à la limite méridionale de son aire de répartition. Comparaison avec les autres secteurs de son aire. Haliotis 11 : 157-170.
MARTOJA, R. ET MARTOJA, M., 1967. Initiation aux techniques de l'histologie animale. Edit. Masson et Cie. Paris.
MASSE, H. & PARACHE, A., 1984. Evolution de la tolérance thermique de Mytilus galloprovincialis en fonction des températures saisonnières; comparaison de la sensibilité thermique d'individus provenant de populations différentes. Haliotis 14 : 111-118.
MATHIEU, M., 1979. Seasonal changes of the lipids of the mollusc Chlamys tehuelcha . Comp. Biochem. Physiol., 64 A : 257-263.
MAURER, D., COMPS, M. ET HIS, E., 1986. Caractéristiques des mortalités estivales de l'huître Crassostrea gigas dans le bassin d'Arcachon. Haliotis, 15 : 309-317.
PARACHE,A., 1984.Variation de l'effort de reproduction en fonction de l'âge des individus dans une moulière naturelle de Mytilus galloprovincialis en Méditerranée Nord-Occidentale. Haliotis 14 :25-31.
PARACHE, A., 1985. Contribution à l'étude de la croissance de Mytilus galloprovincialis. Influence des conditions de milieu. Thèse de Doctorat en Sciences, Océanologie, Univers. Aix-Marseille II, 249p.
PARACHE, A., 1987. Influence du réchauffement lié au fonctionnement d'une centrale électrique sur la capacité trophique des eaux (Martigues-Ponteau, Méditer. Nord-Occidentale). J. Rech. Océanogr. 12(1): 17-20.
PERES, J.M., 1981. Reflexions sur les progrès récents réalisés en France dans le domaine de la thermoécologie. IIIèmes Journ. Thermo-écologie, ISTPM, Nantes, Nov.1979 : 853-878.
RAIMBAULT, R., 1984. La Conchyliculture en Méditerranée française. Haliotis, 14 :1-22.
SEED, R., 1976. Ecology, Marines Mussels : their ecology and physiology. Edit. B.L. Bayne, International Biolog. Progr., I.B.P., 10.
SHAFEE, M.S., 1978. Variations in biochemical composition of the green mussel Perna viridis of Ennore estuary, Madras Indian j. Fish., 23(1-2): 1-9.
VIARENGO, A. ET DELLA CROCE, N., 1976. Ecologia e biologia dei porti del mar Ligure e alto Tirreno. Concentrazione del glicogeno e delle proteine tessutali in M. galloprovincialis. IIImes Journ.Etud.Poll.,Split: 171-173.

HALIOTIS, 18 (1988) : 297-304.

ELEMENTS D'EPIDEMIOLOGIE DE *NEMHELIX BAKERI* MORAND et PETTER (NEMATODA, *COSMOCERCIDAE*), PARASITE DE L'APPAREIL GENITAL DE *HELIX ASPERSA* MÜLLER (GASTROPODA, *HELICIDAE*).

par

Serge MORAND

Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie (L.A. INRA), Université de Rennes I, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes-Cedex.

ABSTRACT: Elements of Epidemiology of *Nemhelix bakeri* Morand et Petter (*Nematoda, Cosmocercidae*), parasite of the genital apparatus of *Helix aspersa* Müller (*Gastropoda, Helicidae*). *Nemhelix bakeri* is a sexually transmitted parasite of *Helix aspersa*. We propose a model of the parasite transmission from observations in natural or experimental conditions. Further studies are needed to test and improve this model in natural conditions. The influence of *N. bakeri* on *H. aspersa* is discussed.
Key-Words: Parasitism, *Nemhelix bakeri*, Nematoda, *Helix aspersa*, Gastropoda, epidemiology, model

RESUME: *Nemhelix bakeri* est un parasite sexuellement transmis de *Helix aspersa*. Par des observations en milieu naturel et en conditions contrôlées, nous proposons un modèle simple de transmission du parasite. Des études ultérieures sont nécessaires pour tester et améliorer le modèle en conditions naturelles. L'impact de *N. bakeri* sur la reproduction de *H. aspersa* est discutée.
Mots-clés: Parasitisme, *Nemhelix bakeri*, Nematoda, *Helix aspersa*, Gastropoda, épidémiologie, modèle

INTRODUCTION

L'observation de Nématodes dans l'appareil génital de Gastéropodes terrestres est ancienne: DUJARDIN (1845) décrit *Agfa flexilis* dans les conduits génitaux de *Limax cinereniger*. La colonisation de l'appareil génital peut être temporaire; ainsi, ANDERSON (1960) montre que les larves de *Cosmocercoides dukae* HOLL pénètrent dans l'appareil génital pour s'incorporer dans les oeufs, en formation, des hôtes, alors que les adultes de cette espèce vivent dans la cavité pulmonaire. *Nemhelix bakeri* MORAND et PETTER, 1986, quant à lui, vit exclusivement dans l'appareil génital du Pulmoné *Helix aspersa* MÜLLER. Ce Nématode présente quelques particularités au niveau de son cycle, il ne possède pas de phase libre et si parfois des larves s'incorporent aux oeufs de l'hôte, elles ne peuvent s'y développer. Ce parasite, transmis uniquement au cours des accouplements entre escargots, est incorporé aux spermatophores échangés durant cette phase de la reproduction (MORAND, 1988). Ce cycle particulier, assez rare chez les Nématodes, permet de modéliser de manière simple la dynamique d'infestation de ce parasite au sein d'une population-hôte.

I-MATERIELS-METHODES

Les *Helix aspersa* adultes sont récoltés, dans le département de la Manche, en fin d'hibernation.

Soixante adultes sont disséqués et les Nématodes sont recueillis et dénombrés. Les autres (au nombre de 75) sont mis en "reproduction contrôlée" (LE GUHENNEC, 1985). Chaque escargot est individualisé grâce à une pastille numérotée collée sur la coquille. Les accouplements sont dénombrés, les partenaires identifiés. Les escargots morts, en cours d'expérience, sont disséqués. On calcule un taux d'infestation (% d'escargots infestés), un degé d'infestation (nombre moyen de parasites par individu-hôte), un nombre moyen d'accouplement par escargot, un taux d'accouplement (% d'escargot s'étant accouplés au moins une fois), un taux de mortalité (% d'escargots morts durant l'expérience) et un taux de ponte (% d'escargots ayant pondu).

Sur un autre échantillon d'escargots adultes (au nombre de 125) maintenus dans les mêmes conditions, nous disséquons les escargots en accouplement. Un escargot est considéré comme étant infesté lors de cet accouplement si: (1) des Nématodes sont uniquement présents dans le canal du réceptacle séminal dans ou au côté du spermatophore

(à l'exclusion de toute autre pièce de cet appareil), (2) le partenaire est lui aussi infesté. Il est possible de calculer un taux de transmission *H* égale au rapport du nombre d'accouplements ayant assuré une transmission du parasite sur le nombre total d'accouplements entre escargots sains et parasités.

II–DONNEES BIOLOGIQUES

1– Cycle de développement de *Helix aspersa*

A partir d'observations effectués en conditions semi–naturelles (enceintes d'élevage extérieures), CHARRIER (1980) décrit le cycle de développement de *Helix aspersa* (Fig 1). Les adultes s'accouplent vers le mois de Mai, et engendrent des juvéniles (génération 1) qui poursuivent leur croissance jusqu'à l'entrée en hibernation, en Décembre. La deuxième année, les survivants adultes de première année et une partie des individus de génération 1 s'accouplent à nouveau. Les individus de la génération 1 mettent de 12 à 18 mois pour atteindre la maturité sexuelle.

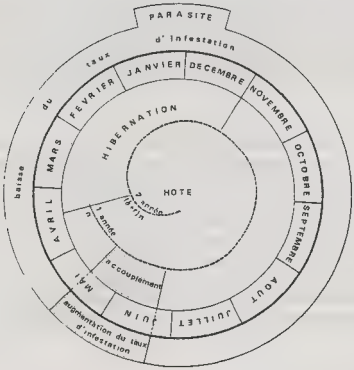


Fig1– Cycles de développement de *Helix aspersa* MULLER (d'après CHARRIER, 1980) et *Nemhelix bakeri* MORAND et PETTER (d'après MORAND, sous–presse)

2–Cycle de développement de *Nemhelix bakeri*

Au cours de la période de reproduction des hôtes, le parasite peut se transmettre (lors des accouplements) et nous observons une augmentation du taux d'infestation. Ce taux d'infestation diminue pendant le reste du cycle (Fig. 1), du fait de la mortalité des escargots infestés et du recrutement de nouveaux adultes (obligatoirement sains puisque les Nématodes ne se développent pas chez les juvéniles).

III- ELABORATION DU MODELE

1- Paramètres utilisés

Les différents paramètres utilisés dans le modèle sont présentés dans le tableau I.

TABLEAU I

PARAMETRES UTILISES POUR L'ELABORATION DU MODELE

n	nombre d'escargots adultes d'une population donnée
n^*	nombre d'escargots adultes parasités
N^*	fréquence du parasitisme (n^*/n)
P	fréquence des escargots sains ($1-N^*$)
Γ	nombre moyen d'accouplement par escargot
H	taux de transmission du parasite
δ	taux de survie des escargots adultes au cours d'un cycle annuel
r	taux de recrutement de la population adulte au cours d'un cycle annuel

2- Hypothèses

Nous supposons: (a) le parasite a une croissance continue, parallèlement à celle de son hôte; (b) il n'entraîne pas de mortalité importante des escargots durant la période de reproduction; (c) un escargot infesté s'accouple statistiquement autant qu'un escargot sain; (d) la population-hôte adulte est considérée comme numériquement stable durant la période de reproduction; (e) le parasite échappe aux réactions immunitaires de l'hôte.

3- Modèle

a- évolution du parasitisme lors de la période d'accouplement de *Helix aspersa*

Soient n le nombre total d'escargots adultes dans une population donnée et n^* le nombre d'escargots parasités. N^* représente alors le taux d'infestation, exprimé en fréquence, de la population adulte.

Un escargot parasité a $(n-n^*)/(n-1)$ chance de s'accoupler avec un partenaire sain. Si n est suffisamment grand (n>100), cette expression se simplifie en p chance ($n-1 \approx n$).

La possibilité que cet escargot sain soit effectivement infesté, au cours de cet accouplement, ne dépend que du taux de transmission du parasite *H*. Les chances qu'un escargot parasité s'accouple et infeste un escargot sain sont égales à Hp

Si cet escargot parasité s'accouple en moyenne Γ fois au cours d'une saison de reproduction, il a pu infester un nombre d'escargots égale à:

$$\Gamma H \, p.$$

A la fin de la saison de reproduction, si on raisonne sur l'ensemble de la population adulte, le nombre d'escargots nouvellement infestés est de:

$$(1)\ \Gamma H \, p \, n^*$$

et le nombre d'escargots parasités par N. bakeri devient:

$$n^*_1 = n^* + \Gamma H \, n^* \quad \text{ou} \quad n^*_1 = n^*(1 + \Gamma H \, p).$$

Si N^* est la fréquence d'infestation en début de reproduction, la fréquence d'infestation, N^*1, en fin de reproduction est:

$$(2)\ N^*_1 = N^*(1 + \Gamma H \, p), \text{ sous réserve de l'hypothèse (d).}$$

b- évolution du taux de parasitisme en fonction de l'évolution numérique de la population-hôte:

Si n est le nombre d'escargots adultes de première année, la seconde année ils ne sont plus qu'au nombre de δn (δ = taux de survie des escargots adultes sur un cycle annuel). Parallèlement certains escargots de génération 1 sont aptes à s'accoupler, ils sont au nombre de rn (r= taux de recrutement d'escargots adultes). La deuxième année,

donc, la population d'escargots adultes est égale à $(r + \delta)n$. $(r + \delta)$ est équivalent au taux de croissance de la population adulte.

Si la fréquence d'infestation en fin de reproduction de la première année est N^*_1, elle devient égale en début de deuxième année à:

$$N^*_2 = (\delta\, n^*_1 / ((\delta + r)n) = (\delta / (\delta + r))\, (n^*_1/n), \text{ soit:}$$

$$(3)\quad N^*_2 = (\delta / (\delta + r))N^*_1$$

c– évolution du taux d'infestation sur un cycle annuel

En remplaçant N*1 dans l'équation (3) par sa valeur de l'équation (2) nous obtenons l'évolution du taux d'infestation de *N. bakeri* d'une année à l'autre, dans une population suffisamment grande d'escargots adultes (n>100).

$$(4)\quad N^*_2 = (\delta / (\delta + r))\, (1 + \Gamma H p)\, N^*$$

IV–RESULTATS ET VERIFICATION DU MODELE

1– Vérifications de quelques hypothèses et calcul du taux de transmission:

Les comparaisons des capacités reproductrices des escargots sains ou parasités par *N. bakeri* (tableau II) montre qu'il n'apparait pas de différences significatives entre les nombres moyens d'accouplements de ces escargots.

TABLEAU II

COMPARAISONS DES CAPACITES REPRODUCTRICES (taux d'accouplement, taux de ponte, nombre moyen d'accouplement) ET DES MORTALITES D'INDIVIDUS *HELIX ASPERSA*, PARASITES OU NON PAR *NEMHELIX BAKERI*.

	escargots parasités n=28	escargots non parasités n=45	différences significatives (p<0,05)
taux d'accouplement (%)	86	87	non
taux de ponte (%)	25	60	oui
nombre moyen d'accouplements	1,36	1,23	non
taux de mortalité (%)	22	21	non

De même, les taux de mortalité et d'accouplements sont identiques pour les deux groupes. Les hypothèses (b) et (d) semblent se vérifier dans le cadre de cette expérience. Par contre, le taux de ponte des escargots parasités est significativement inférieur à celui des escargots sains. Un éventuel impact du Nématode sur la reproduction de *Helix aspersa* n'est donc pas à exclure.

TABLEAU III

ESTIMATION DU TAUX DE TRANSMISSION *H* DU PARASITE, LORS DE L'ACCOUPLEMENT DES HOTES

nombre d'accouplements:		
total	51	
entre escargots sains	28	
entre escargots parasités	4	
entre escargots sains et parasités	11	
ayant assuré la transmission	8	
estimation de *H*		8/11 = 0,7

De l'analyse des données du tableau III, il ressort que le taux de transmission *H* est estimé à 0,7, bien qu'il soit parfois difficile a posteriori de décider si un escargot était effectivement sain avant son accouplement.

2- Résultats expérimentaux

Les résultats concernant l'évolution du taux d'infestation dans une population expérimentale, obtenue par une mesure du taux initial, avant reproduction, et du taux final, après reproduction (sur des individus provenant d'une même population naturelle), sont donnés dans le tableau IV.

TABLEAU IV

COMPARAISON DES TAUX D'INFESTATION, OBSERVE ET CALCULE, D'UNE POPULATION EXPERIMANTALE D'ESCARGOTS (avec Γ=1,3 observé et H=0,3 calculé)

taux d'infestation initial n=60 escargots	taux d'infestation final n=57 escargots	taux d'infestation calculé
20 ± 10 % *	37 ± 12 % *	35 %

(*= avec intervalle de confiance d'un pourcentage, p<0,05)

Le nombre moyen d'accouplements observé (Γ) est de 1,3. Le taux d'infestation calculé 35 %, grâce au modèle, ne diffère pas beaucoup de celui observé 37%, aux erreurs d'échantillonnage près.

V-PROPRIETES DU MODELE

1- Evolution de l'infestation pendant la période de reproduction

Lors de la période de reproduction des hôtes, l'augmentation du taux d'infestation est fonction du nombre moyen d'accouplements des hôtes (Fig.2).

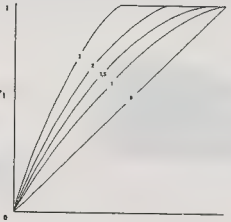


Fig 2- Evolution du taux d'infestation de *N. bakeri*, au cours de la période de reproduction de l'hôte (N^*= taux d'infestation en début de reproduction, N^*_1= en fin de reproduction, en fonction des valeurs de Γ (Γ=0;1;1,5;2 et 3) et pour H=0,7

Nous disposons de quelques données sur les variations du nombre moyen d'accouplements, en conditions semi-naturelles (dans des parcs expérimentaux). Ainsi, MADEC et DAGUZAN (1987) et AUPINEL (communication personnelle), obtiennent le même nombre moyen d'accouplements soit 1,6. Au laboratoire, le nombre maximal observé est de 3,3 accouplements par escargot (MADEC et DAGUZAN, 1987).

2- Evolution de l'infestation au cours d'un cycle

L'équation (4) permet de décrire l'évolution du taux d'infestation d'une année à l'autre. Les figures 3a à 3d montrent cette évolution quand le taux de recrutement r et la survie des anciens adultes δ varient.

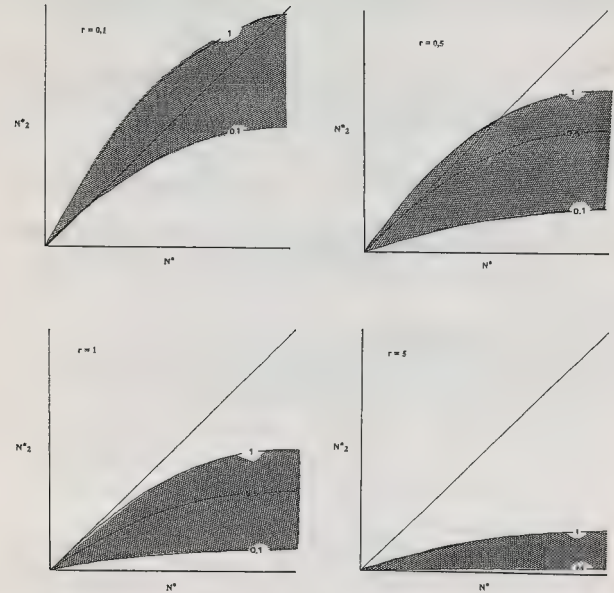


Fig.3 Evolution du taux d'infestation de *Nemhelix bakeri* au cours d'un cycle de développement de *Helix aspersa* (N^*= taux d'infestation en début de première année, N^*_2 = en début de deuxième année) pour des valeurs de 0,1 à 1 de δ (en grisé) et des taux de recrutement, r, égales à 0,1 (FIG3a); 0,5 (Fig3b); 1 (Fig3c) et 5 (Fig3d), avec Γ=1,5 et H=0,7

Pour des r faibles (<0,5) et des δ élevés (>O,5) le taux de parasitisme augmente si N^* est faible (<0,2).

Le maintient de l'infestation de *N. bakeri* dans une population adulte de *H. aspersa*, d'une année à l'autre, peut être calculé à partir de l'équation (4) en posant:

$$(\delta / (\delta + r))(1 + \Gamma H p) = 1$$

ou, par simplification:

$$N^* = 1 - (r / (\Gamma H \delta))$$

La Fig.4 représente les courbes reliant les valeurs de r et δ nécéssaires au maintient du taux d'infestation du parasite au sein de la population-hôte, au cours d'un cycle, et pour des valeurs de Γ = 1,5 et H = 0,7

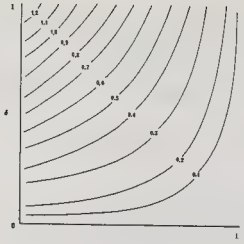


Fig. 4–Maintient du taux d'infestation N* de *Nemhelix bakeri*, d'un cycle annuel à l'autre de *Helix aspersa*. Les courbes relient les valeurs de δ et r nécessaire au maintient de N^*. (Γ=1,5 et H=0,7)

L'analyse des résultats calculés pour les figures 3 et 4 montrent le maintient de l'installation du parasite dans une population–hôte. En effet, le parasite ne disparaît que pour des valeurs conjointement élévées de r et δ.

CONCLUSION–DISCUSSION

Nemhelix bakeri présente un remarquable degré d'évolution et d'adaptation du parasitisme chez un Gastéropode. Ce Nématode, uniquement transmis par voie sexuelle, voit son taux d'infestation soumis à trois composantes directement dépendantes de la population–hôte: r et δ. Ces composantes sont elles–mêmes sous influence de divers facteurs biotiques ou abiotiques. La Fig.5 schématise le réseau de relations existant entre les valeurs du taux d'infestation du parasite et les facteurs environementaux.

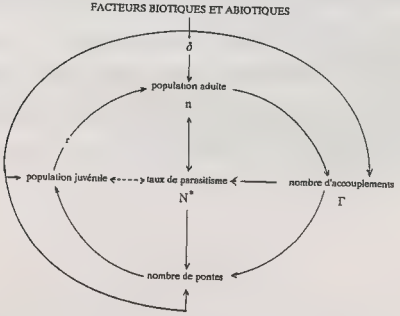


Fig.5– Relations entre le taux d'infestation de *Nemhelix bakeri*, les caractéristiques du cycle de *Helix aspersa* et divers facteurs du milieu

LUCARZ (1984), confirmant en celà les travaux de CHARRIER (1980), montre que le nombre moyen d'accouplements augmente lorsque la densité des escargots diminue. Le climat (facteur biotique) et la prédation (facteur abiotique) sont probablement, selon PEAKE (1978), les facteurs-clefs de la régulation des populations de Mollusques terrestres; ils agissent sur les composantes r, δ et le nombre de pontes.

Le maintient d'un fort taux de parasitisme suppose que la population adulte soit stable au niveau de son renouvellement ("turn-over" des individus): faible mortalité des adultes de première année et faible arrivée de nouveaux adultes.

S'il s'avère que *N. bakeri* a un impact négatif sur la reproduction de son hôte, alors, lorsque le taux d'infestation augmente, la taille des pontes diminue et consécutivement le taux de recrutement r. Le parasite renforce par son action sa pérennité au sein de la population-hôte.

Ce modèle, s'il se trouve confirmé par des études en milieu naturel, permet de relier directement une dynamique de population d'un parasite à celle de son hôte. Il peut démontrer que le parasite, malgré son adaptation au seul environnement génital de son hôte, a pu se maintenir au cours du temps.

Enfin, une étude comparée de populations de *Helix aspersa* nécessite la prise en compte du phénomène parasitaire, trop souvent négligé. Une simple mesure du taux d'infestation pourrait directement apporter des renseignements sur la plus ou moins grande stabilité des populations étudiées.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDERSON, R.C., 1960. On the development and transmission of *Cosmocercoides dukae* of terrestrial Molluscs in Ontario. Can. J. Zool. 38:801-825.

CHARRIER, M., 1980. Contribution à la Biologie et à l'Ecophysiologie de l'escargot Petit-Gris *Helix aspersa* MULLER. Thèse Doctorat 3ième cycle, Rennes, 318 pp.

DUJARDIN, F., 1845. Histoire naturelle des Helminthes ou Vers intestinaux. Paris, 654 pp.

LE GUHENNEC, M., 1985. Etude de l'influence de la lumière sur la croissance et la reproduction de l'escargot Petit-Gris *Helix aspersa* MÜLLER. Thèse d'Université, Rennes, 309 pp.

LUCARZ, A., 1984. Etude expérimentale du groupement sur la ponte d'*Helix aspersa* MÜLLER. Int. J. Inv. Reprod. and Devel. 7:185-192.

MADEC, L. & DAGUZAN, J., 1987. Etude de quelques facteurs affectant la reproduction de l'escargot Petit-Gris *Helix aspersa* MÜLLER. Haliotis 16:77-91.

MORAND, S. & PETTER, A.J., 1987. *Nemhelix bakeri* n.sp. parasite de l'appareil génital de *Helix aspersa* MÜLLER. Can. J. Zool. 64:2008-2011.

MORAND, S.. Cycle évolutif de *Nemhelix bakeri* MORAND et PETTER (Nematoda, *Cosmocercidae*) parasite de l'appareil génital de *Helix aspersa* MÜLLER. Can. J. Zool., sous presse, 1988.

PEAKE, J., 1978. Distribution and ecology of the Stylommatophora. IN Pulmonates (Vol 2A), FRETTER, V., & PEAKE, J., Edits. Academic Press, London: 429-526.

HALIOTIS, 18 (1988) : 307-313.

Résumés des posters :

REPARTITION DES MOLLUSQUES AQUATIQUES DANS LES OASIS DU SUD TUNISIEN.

par

Jeanne ZAOUALI

Institut National Agronomique, 43, Avenue Ch. Nicolle, TUNIS, 1002 (Tunisie)

RESUME : L'étude normée (A C P) des espèces malacologiques récoltées dans les oueds et les seguias du sud tunisien met en évidence l'influence des facteurs limitants qui sont la température des eaux (eaux thermales), la salinité (oueds sursalés), la pollution (rejets des eaux usées).

Les sites prospectés peuvent être regroupés en deux grandes catégories marquées par la présence (ou l'absence) des Mélanopsis ; la dichotomie se fait en faveur du premier cas au niveau des milieux "tamponnés" (eaux thermales, eaux de salinité inférieure à 4 ‰.

ABSTRACT : The C P A study of the malacological species collected from the South Tunisian oueds and seguias suggest the influence of limiting factors ie. water temperature (thermal waters), salinity (sursatured oueds) and pollution (waste waters).

The sites examined can be grouped into two main categories marked by the presence or absence of Melanopsis. The dichotomy favors the first case of "buffered" habitats (thermal waters having a salinity less then 4 ‰.

RECHERCHES SUR LA REPARTITION ET LE POLYMORPHISME GENETIQUE DE THEBA PISANA (Müll.) (PULMONATA : HELICIDAE) LE LONG DES DUNES LITTORALES DE LA BELGIQUE.

par

W.H. DE SMET, E.A. VAN ROMPU, A. DAS.

Laboratorium voor Algemene Biologie, Universiteit Antwerpen, RUCA · Campus, Groenenborgerlaan 171, 2020 Antwerpen, België

Résumé : La répartition actuelle de Theba pisana le long des dunes littorales de la Belgique est présentée. Pour étudier l'association possible du polymorphisme de la coquille, avec quelques facteurs environnementals, 170 colonies provenant de toute la région ont été examinées. Les coquilles ont été triées e.a. pour couleur de base, présence ou absence de bandes, présence ou absence de stries, nombre, fusions, intensité de couleur et structure (chevrons, pointillé, etc.) des stries, et le caractère effectivement sans bandes. En fonction de l'ornémentation de la coquille neuf groupes de polymorphes furent établis, dont six sont fréquemment rencontrés. La répartition du polymorphisme de la coquille est discutée en fonction du habitat, topographie des dunes, climatologie, densité rélative, etc.

Studies on the distribution and genetic polymorphism in Theba pisana (Müll.) (Pulmonata : Helicidae) along the Belgian coastal dune region.

W.H. DE SMET, E.A. VAN ROMPU, A. DAS
Laboratorium voor Algemene Biologie, Universiteit Antwerpen, RUCA Campus, Groenenborgerlaan 171, 2020 Antwerpen, België

Abstract : The actual distribution of Theba pisana along the Belgian coastal dunes is presented. To examine the possible association of shell polymorphism with some environmental parameters, 170 colonies were sampled throughout the region. Shells were scored a.o. for ground colour, presence or absence of bands, presence or absence of bandlets, number, fusion, intensity of colour and structure (chevrons, dashes, etc.) of bandlets, and effectively unbandedness. Nine main banding morphs are recognized, six of them being more common. The distribution of the morphs is discussed in the light of the habitat, dune topography, climatology, relative density, etc.

ETUDE ANATOMIQUE ET HISTOLOGIQUE DU REIN DE *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS)

GIAMBERINI L., CROCHARD C., PIHAN J.C., BEAUVAIS M.N.

Laboratoire d'Ecologie, 1, rue des Récollets, 57000 METZ (France)

A.T.P. PIREN - Ecotoxicologie

RESUME :

L'étude entreprise complète la description du rein de *Dreissena polymorpha* par Morton (1969) * qui signale une forme en U. Après inclusions à la paraffine, coupes à 7 µm et coloration au trichrome en un temps, l'examen microscopique de toutes les coupes de la région rénale a permis une reconstitution et l'observation histologique de l'organe. Chaque rein longe le bord latéroventral du muscle postérieur rétracteur du byssus, il présente une forme de W dissymétrique. La courbure la plus postérieure se situant au niveau du muscle adducteur postérieur. Le nephrostome à cellules cylindriques ciliées débouche dans la partie postéro-inférieure du péricarde. Il se poursuit par le tube rénal proximal à épithélium cylindrique partiellement cilié, formant la branche médiane du W. Les branches latérales du W représentent le rein distal, dont l'épithélium est en majeure partie applati, à l'exception de la branche interne constituée en partie par un épithélium cubique dont les cellules montrent des concrétions dans les vacuoles apicales. La branche interne se poursuit par un canal cilié qui s'ouvre par un nephroprocte dans la chambre suprabranchiale. De plus, il existe une connexion antérieure entre branche interne et branche externe de chaque rein ainsi qu'une commissure très antérieure entre les branches internes des deux reins. Des diverticules de faible importance existent sur toutes les branches du W. Il n'y a pas de contact entre l'appareil excréteur et l'appareil génital ; ce dernier débouche séparément en avant du pore excréteur.

* Morton B., 1969 - Studies on the biology of Dreissena polymorpha Pallas. I) General anatomy and morphology. Proc. Malac. Soc. London 38, 301-320.

ABSTRACT : ANATOMICAL AND HISTOLOGICAL STUDY OF *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS) KIDNEY

This study completes the description of *Dreissena polymorpha* kidney realized by Morton (1969) * who describes a U shaped structure. After routine paraffin processing and embedment, sections (7µm) are stained with "Trichrome en un temps". The microscopical observation of all the renal region sections allowed a reconstitution and a histological study of the organ. Each kidney runs along the latero-ventral edge of the posterior byssal retractor muscle, it presents a dissymatrical W form. The more posterior curve is situated near the posterior adductor muscle. The ciliated cylindrical cells nephrostome opens in the posterior and inferior part of the pericard. It is followed by the proximal renal tube which has a partially ciliated cylindrical epithelium, forming the median branch of the W. W lateral branches are the distal part of the kidney, the greater part of the epithelum is flat except the inner branch which is partially constituted by a cubic epithelium which cells show concretions inside apical vacuoles. The internal branch is followed by a ciliated duct opening in the suprabranchial chamber by a nephroproct. There is an anterior connection between inner and outer branch of each kidney and a very anterior commissure between the inner branches. All the W branches show little diverticula. There is no communication between excretory and gonadic apparatus which opens separately before the excretory pore.

PRESENCE ET PARTICULARITES ECOLOGIQUES DE CYCLOPE NERITEA (Linné, 1758) (GASTEROPODE PROSOBRANCHE) DANS LE GOLFE DU MORBIHAN.

par

Auguste LE ROUX , Roger MAHEO et Jacques DAGUZAN.

Station de Biologie marine de l'Ile Bailleron - Séné.

RESUME : Le Gastéropode Prosobranche Cyclope (= Nassa) neritea progresse depuis quelques années le long de la façade atlantique française. Il a été récolté pour la première fois dans le Golfe du Morbihan au mois de mai 1984 et régulièrement retrouvé depuis.

Cette espèce colonise exclusivement les fonds de chenaux peu profonds de la partie orientale du Golfe, fonds occupés par de la vase molle, réductrice, à Abra nitida et Nucula turgida. Jusqu'à présent nous ne l'avons jamais observée en zone intertidale.

Il est possible que cette localisation infratidale soit liée au fait que N. neritea approche ici de la limite septentrionale de ses possibilités d'extension.

ABSTRACT : PRESENCE AND ECOLOGICAL PECULIARITIES OF CYCLOPE NERITEA (Linné, 1758) (GASTEROPODA PROSOBRANCHIA) IN THE GOLFE DU MORBIHAN.

The Prosobranch Gasteropod Cyclope (=Nassa) neritea is invading northward the French Atlantic coast since some years. It has been collected for the first time in the Golfe du Morbihan in may 1984 and regularly found later.

This species inhabits exclusively very fine deoxygenated muds in shallow channel bottoms characterized by Abra nitida and Nucula turgida. At this time it has never been found intertidally.

It is possible that this infratidal localization corresponds to the approach of the northern limit of spreading for this species.

IMPORTANCE DE LA CAPTURE DU CALCIUM AU NIVEAU DE LA SOLE PEDIEUSE CHEZ HELIX ASPERSA.

par

Jean FOURNIE, Claude NEAUPORT, Chantal BIZET et Monique CHETAIL.
Equipe : Formation et destruction des tissus calcifiés, Université PARIS VII.
Laboratoire de Physiologie chimique, Université PARIS VI.

Le calcium apparait comme un des facteurs les plus limitants pour l'expansion des Gastéropodes terrestres, surtout pour les espèces cochléates qui ne colonisent avec succès que les terrains calcaires. Certes, l'alimentation constitue une source de calcium importante, mais il semble que ces animaux sont aussi capables d'absorber le calcium par leur pied à partir des supports calcaires sur lesquels ils vivent. Une expérimentation simple présentée ici tente de mesurer l'importance de cette absorption calcique au niveau pédieux. 50 jeunes escargots nouvellement éclos à partir de la même ponte ont été divisés en deux lots: un lot d'animaux témoins élevés en présence de pierres calcaires et un lot d'animaux privés de pierres, toutes les autres conditions d'élevage étant identiques dans les deux lots. L'élevage a été conduit pendant 8 mois. Chez tous les animaux privés de pierres, un nanisme très caractéristique a été observé: diamètre de la coquille: 1,7 cm contre 3,7 cm chez les témoins; poids: 1g contre 8 g chez les témoins. Leur coquille est plus épaisse que chez les témoins mais elle est déformée et des dosages de calcium indiquent qu'elle est moins minéralisée. Les cellules à calcium qui sont abondantes dans le tissu conjonctif du pied chez les témoins sont pratiquement absentes chez les animaux privés de support calcaire. Ces résultats indiquent que la capture pédieuse du calcium est fondamentale pour la croissance et que son absence ne peut être compensée par la voie alimentaire. Les cellules à calcium du conjonctif pédieux pourraient constituer un lieu de stockage du calcium absorbé à partir du substrat.

IMPORTANCE OF CALCIUM UPTAKE THROUGH THE SOLE SKIN IN HELIX ASPERSA.

Calcium appears to be one of the most limiting factors for the land gastropods, especially for the species with a well developed external shell which colonize successfully only the calcareous soils. If the food is an important calcium supply, the terrestrial snails may absorb calcium through the sole skin from the calcareous substratum. The aim of the present work is to report an experiment which tries to measure the importance of the calcium uptake through the sole epithelium. 50 young snails newly hatched from the same egg mass were divided into two groups; the first group (control) was bred with the addition of hard calcareous stones in their box while the other group was bred without stones. Both groups were fed in a similar manner and bred for 8 months. In the animals bred without calcareous stones, a very characteristic dwarfing is observed (shell diameter: 1,7 cm against 3,7 cm in the control; weight: 1 g against 9 g in the control). The shell is thicker than in the control snails but it is deformed and calcium measurements reveal that it is less mineralized. The calcium cells which are numerous in the connective tissue of the foot in the control snails, are not observed in the animals bred without stones. These results emphazise the facts that the calcium uptake by the foot is necessary for a normal growth and that its loss cannot be compensated by the alimentary calcium supply. The connective calcium cells of the foot may have a storage function for the calcium absorbed from the substratum.

REPONSES SEXUELLES DU BASOMMATOPHORE BIOMPHALARIA GLABRATA AU PARISITISME LARVAIRE (REDIES, SPOROCYSTES) DE DIFFERENTS TREMATODES (CATHAEMASIIDAE, ECHINOSTOMATIDAE, CLINOSTOMIDAE, STRIGAEIDAE).

par

Henri NASSI et Jacques OUPOUY

Laboratoire de Biologie générale, Taxonomie expérimentale. Université de PERPIGNAN.

La gonadectomie chirurgicale du Basommatophore Biomphalaria glabrata montre qu'il y a indépendance fonctionnelle entre la gonade et les organes sexuels accessoires femelles, les individus gonadectomisés s'avérant capables de produire des pontes stériles (VIANEY-LIAUD, 1979). La réponse sexuelle de ce Mollusque à l'infestation par les larves de Trématodes doit donc être jugée à deux niveaux, au niveau de la gonade et au niveau des voies génitales.

Dans la masse viscerale où se trouve l'essentiel de la charge parasitaire, les rédies et les sporocystes colonisent des microbiotopes separés : les rédies, les espaces lacunaires du secteur gonadique ; les sporocystes, les espaces interlobulaires de la glande digestive.

Les perturbations du fonctionnement génital sont plus ou moins sévères : Trois parasites à rédies sur les quatre étudiés (Ribeiroia marine, Echinostoma sp., Petasiger carribensis) se comportent en "castrateurs obligatoires" avec suppression de la ponte. Mais, le quatrième (Clinostomum golvani) exerce des effets plus nuancés et se comporte en "castrateur facultatif" ; l'oviposition peut avoir lieu ou non, et si elle a lieu, les pontes peuvent ne pas être embryonnées (pontes stériles). Le parasite à sporocystes (Apatemon gracilisformis) se comporte également en castrateur facultatif. Donc, dans certains cas, la parasitose provoque des effets analogues à ceux résultant de la gonadectomie chirurgicale.

L'arrêt complet de la ponte peut s'expliquer, au moins dans le cas de Ribeiroia marini, par une action directe des rédies intracérébrales sur le système neuroendocrine contrôlant l'ovulation et l'oviposition de l'hôte.

SEXUAL RESPONSES OF THE BASOMMATOPHORA BIOMPHALARIA GLABRATA TO THE LARVAL PARASITISM (REDIAE, SPOROCYSTS) OF DIFFERENT TREMATODS (CATHAEMASIIDAE, ECHINOSTOMIDAE, CLINOSTOMIDAE, STRIGAEIDAE).

Surgical gonadectomy of the Basommatophora Biomphalaria glabrata indicates that there is a functionnal independance between gonad and female accessory sexual organs, for gonadectomized snails remain capable of producing sterile egg masses (Vianey-Liaud, 1979). The sexual response of this snail when infected with Trematod larvae, must thus evaluated on 2 distinct levels : the gonad and the genital ducts.

In the visceral hump, in which is to be found the major part of the parasitic burden, rediae and sporocysts occur in separate microbiotopes: the rediae, in the lacunar spaces of the gonadal region; the sporocysts, in the interlobular spaces of the digestive gland.

The genital function is more or less severely affected . Three of the four species with rediae studied (Ribeiroia marini, Echinostoma sp., Petasiger carribensis) act as"obligatory castrators "by totally suppressing egg laying. But, the fourth, Clinostomum golvani, produces more variable effects and functions as a"facultative castrator" : oviposition may or may not take place; furthermore, if it does, the egg masses may or may not contain embryos. The species with sporocysts, Apatemon gracilisformis, also acts as a facultative castrator. Thus, parasitosis may, in certain cases, produce effects comparable to those obtained by surgical gonadectomy.

Breakdown of egg laying can be explained, at least in the case of Ribeiroia marini, as the direct action of intracerebral rediae upon the neuroendocrine system which controls ovulation and oviposition.

INVENTAIRE DES NEMATODES ASSOCIES AUX MOLLUSQUES TERRESTRES D'UNE FORET DES ENVIRONS DE RENNES, EN BRETAGNE (France) .

par

Serge MORAND et Didier CLAIREAUX.
Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie, (L.A. INRA)
Université de RENNES I, Campus de Beaulieu, 35042 RENNES-Cedex.

RESUME : Des représentants de trois familles de Nématodes ont été observés : Rhabditidae, Angiostomatidae, Cosmocercidae. L'analyse des résultats soulève des interrogations sur la spécificité et l'épidiomologie des Nématodes dans des populations naturelles de Mollusques. D'autre part, du fait de l'intensité du parasitisme, cette étude met en évidence l'importance du phénomène parasitaire, souvent négligé, dans les travaux d'Ecologie des populations ou de peuplement de Mollusques.

ABSTRACT : Members of three Families of Nematodes have keen observed : Rhabditidae, Angiostomatidae, Cosmocercidae. The analysis of results brings up interrogations about the specificity and the epidemiology of Nematodes above natural Molluscs populations. Moreover, coming from the intensity of the parasitary phenomena, of ten neglected, in study of populations or communities of Molluscs.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Maquette : Bruno YVRANDE
Ecole Régionale des Beaux Arts de RENNES
Section Environnement.

20 OCT. 1959